Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der ...

Carl Gegenbaur

Digitized by Google

46.62

S7730.32.5 (3)

Digitized by Google

Digitized by Google

UNTERSUCHUNGEN

ZUR

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

VON

Dr. CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR DER ANATOMIE IN JENA.

DRITTES HEFT.

DAS KOPFSKELET DER SELACHIER, EIN BEITRAG ZUR ERKENNTNISS DER GENESE DES KOPFSKELETES DER WIRBELTHIERE.

MIT ZWEIUNDZWANZIG TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1872.

Digitized by Google

~~Z60.04G1~~
S7730.32.5 (3)
✓

1876 Oct. 23.
Minot Fund.

Digitized by Google

SEINEM THEUREN FREUNDE

ERNST HÄCKEL

WIDMET DIESE SCHRIFT

DER VERFASSER.

Digitized by Google

Digitized by Google

Vorwort.

Nach längerer Pause füge ich meinen früher veröffentlichten »Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie« eine neue grössere Arbeit an. Sie hat zum Zweck, durch die genauere Kenntniss des Kopfskeletes der Selachier zur Erkenntniss des Kopfskeletes der Wirbelthiere beizutragen. Diess konnte auf doppelte Weise geschehen. Erstlich lieferte der primordiale Zustand jenes Skeletes für die Vergleichung mit den differenzirteren, höher stehenden Abtheilungen der Wirbelthiere eine sicherere Grundlage als irgend eine andere Abtheilung niederer Wirbelthiere, selbst die Cyclostomen mit inbegriffen. Zweitens konnten aus der Durchforschung sowohl des Primordialcraniums als des primordialen Visceralskeletes feste Anhaltepunkte gewonnen werden für die Genese des Kopfskeletes. Im Zusammenfassen zahlreicher an den verschiedensten Theilen des gesammten Kopfskeletes wahrgenommener Thatsachen, die auf die Entstehung aus einem viel niederer stehenden, einfacheren Zustande folgern liessen, ergab sich die Begründung einer Auffassung, welche das wichtigste bezüglich des Kopfskeletes der Wirbelthiere bestehende Problem seiner Lösung entgegen führen kann. Diess möchte ich für das Hauptergebniss meiner Untersuchung gehalten wissen.

In dieser Beurtheilung und Verwerthung anatomischer Thatsachen weiss ich mich wenig in Uebereinstimmung mit vielen anderen zeitgenössischen Strebungen, denen nicht nur die Häufung zusammenhangsloser Einzelerfahrungen als wissenschaftliche Aufgabe, sondern auch jeder synthetische Denkprocess als eine Verirrung gilt.

»Die Vorsichtigen verlangen daher, man solle nur sammeln und es der Nachwelt überlassen, aus dem Gesammelten ein wissenschaftliches Gebäude aufzuführen, nur dadurch könne man der Schmach entgehen, dass erweiterte Kenntnisse Lehrsätze, die man für wahr gehalten, widerlegten. Wenn nicht schon das Widersinnige dieser Forderung daraus erhellte, dass die vergleichende Anatomie wie jede andere Wissenschaft eine unendliche ist, und also die Endlosigkeit der Materialiensammlung den Menschen nie zur Ernte auf diesem Felde

Digitized by Google

gelangen lassen würde, wenn er jener Forderung consequent nachkäme, so würde die Geschichte uns hinlänglich belehren, dass kein Zeitalter, in welchem wissenschaftliche Bestrebungen rege waren, sich so verläugnen konnte, dass es das Ziel seiner Forschungen nur in die Zukunft setzend, nicht für sich selbst die Resultate aus dem grösseren oder geringeren Schatze der Beobachtungen zu ziehen und die Lücken durch Hypothesen auszufüllen sich bemüht hätte.« »In der That wäre es auch eine Massregel der Verzweiflung, wenn man, um Nichts aus seinem Besitze zu verlieren, gar keinen Besitz erwerben wollte.«

So urtheilte C. E. v. Baer (Berichte von der königl. anatom. Anstalt zu Königsberg, zweiter Bericht, 1819, S. 13.).

Bezüglich der Ausführung meiner Untersuchung bemerke ich, dass es sich dabei nicht ausschliesslich um Skeletgebilde handeln konnte. Da das Einzelne nie für sich, sondern nur aus dem Zusammenhange wirklich verstanden werden kann, waren auch die dem Skelet angefügten Weichtheile, vor Allem die Nerven, zu berücksichtigen. Die Arbeit hat sich dadurch in hohem Grade complicirt, aber es ward ihr daraus wesentlicher Gewinn, indem durch jene Untersuchungsmethode die Erklärung zahlreicher Skeletgestaltungen aus Anpassungen an andere ausserhalb des Skeletes befindliche Einrichtungen möglich ward. Nach dieser Seite hin hätten weitere Ausführungen sich verfolgen lassen. Vielleicht knüpft ein Anderer an das von mir Gebotene an. Bleibt doch auch sonst noch so Vieles, dessen ich nur in der Kürze gedenken konnte, oder wozu neue Untersuchungen nöthig sind.

Die Ausdehnung meiner Arbeit über eine grössere Anzahl verschiedener Selachierformen — 20 Gattungen — verzögerte den Abschluss der seit längerer Zeit geplanten, vor sieben Jahren begonnenen Untersuchung. Dabei waren in der Beschaffung des Materials auch manche äussere Schwierigkeiten zu überwinden.

Die Neuheit der meisten Objecte und ihre Bedeutung für die mir gestellte Aufgabe hat die Beifügung einer grösseren Anzahl von Tafeln nöthig gemacht, für deren liberale Gestattung ich dem Herrn Verleger grossen Dank weiss. Dass die Ausführung mancher Tafeln sowohl meinen Wünschen wie auch den bezüglichen Originalzeichnungen nicht ganz entspricht, wird, so hoffe ich, wenigstens den Zweck der Arbeit nicht beeinträchtigen.

Jena, im Mai 1872.

C. Gegenbaur.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

Einleitung 1
Die systematische Stellung der Selachier 10
Uebersicht des untersuchten Materials 23

Erste Abtheilung.

Untersuchung und Vergleichung der Theile des Kopfskeletes 26

Erster Abschnitt.

Vom Cranium 26
1. *Occipital-Region* 30
Verbindung mit der Wirbelsäule 30
Crista occipitalis 32
Nervendurchtrittsstellen Vagusöffnung 33
Ergebnisse 36
2. *Labyrinth-Region* 37
Einfluss des Labyrinthes auf die Gestaltung 37
Verbindung mit dem Zungenbeinbogen 39
Austrittsstelle des Glossopharyngeus 44
» » Facialis 46
Parietalgrube 49
Ergebnisse 50
3. *Orbital-Region* 52
Palato-Quadratgelenk 52
Postorbitalfortsatz 52
Mediale Orbitalwand 57
Orbitaldach 57
Praeorbitalleiste 58
Basalecke 59
Basalplatte 61
Palato-Basalgelenk 63
Augenträger 65
Austrittsstelle des Trigeminus 66
Besonderer Austritt des Ramus ophthalmicus 67
Supraorbitallöcher 69
Praeorbitalcanal 69

Digitized by Google

Seite

Ethmoidalcanal 70
Praeorbitalfortsatz 71
Orbito-Nasalcanal 73
Transversal-Canal 75
Ergebnisse 79
4. *Ethmoidal-Region* 80
Praefrontallücke der Haie 81
Rostrum 84
Umwandlung desselben bei den Nictitantes und den Scyllien . . 85
» » » » Rochen 91
Praefrontallücke der Rochen 97
Nasenflügel-Knorpel 97
Schädelflossen-Knorpel 102
5. *Schädeldecke* 112
Eintheilung derselben 112
Hinterraum 113
Nervenaustrittsstellen 114
Mittelraum 116
Sattelgrube 116
Praesphenoïdalvorsprung 116
Nervenaustrittsstellen 117
Vorderraum 118
Vertheilung des Binnenraumes in zwei Hauptabschnitte 118
6. *Verhältniss der Chorda dorsalis zum Cranium* 119
Vorkommen und Ausdehnung 120
Differenzirung der skeletogenen Chordascheide an der Wirbelsäule . . 123
Skeletogene Chordascheide im Cranium 128
Ergebnisse 134

Zweiter Abschnitt.

Vom Visceralskelet 134
1. *Kiemenbogen* 135
Innere Kiemenbogen 136
Verhalten derselben bei den Notidaniden 136
Copulae und Copularia der pentanchen Haie 139
Copula-Platte und Copularia der Rochen 141
Mittelglieder 149
Obere Endglieder 151
Letzter Kiemenbogen 153
Ergebnisse 157
Kiemenstrahlen 159
Rudimente am letzten Bogen 161
Pharynxradien 163
Aeussere Kiemenbogen 164

Digitized by Google

Seite

2. *Zungenbeinbogen* 167
Einfacher Zustand bei den Notidaniden 167
Differensirung bei den Haien 168
Mandibularfortsatz 171
Trennung des Zungenbeinbogens bei den Rochen 172
Vergleichung mit den Teleostiern 174
Copula 177
Radien des Zungenbeinbogens 179
3. *Vergleichung des Zungenbeinbogens und der Kiemenbogen* 183
Modification durch Verbindung mit dem Kieferbogen 183
Einfluss der Brustflosse bei den Rochen 184
4. *Kieferbogen* 186
Oberkieferstück (Palato-Quadratum) 186
Gaumenfortsatz 187
Palatobasalfortsatz 188
Unterkiefergelenk 192
Unterkiefer 194
Spritzlochknorpel 197
Mehrfache Knorpel bei Haien 198
Vergleichung mit den Rochen 199
Spritzlochknorpel als Kiemenstrahlen 203
5. *Vergleichung des Kieferbogens mit Kiemenbogen* 205
Radienrudimente am Unterkiefer 206
Folgerungen aus dem Radienbesatz 208
6. *Lippenknorpel* 211
Modificationen bei den Rochen 215
Beziehungen zur Nasenklappe 217
Vergleichung der Labialknorpel mit Kiefertheilen bei Teleostiern . . 222
Die Nasenfurche der Selachier 224
Vergleichung der Lippenknorpel mit Visceralbogen 228
7. *Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung des Visceralskeletes* 230

Dritter Abschnitt.

Bemerkungen über das Gewebe des Kopfskeletes 237
Formelemente 238
Intercellularsubstanz 240
Knorpelcanäle 242
Verkalkte Plättchen 243
Ergebnisse 245

Zweite Abtheilung.

Zusammenstellung der Resultate und Folgerungen aus denselben 250

Erster Abschnitt.

Vergleichung der Skelettheile des Kopfes.

A. Beziehungen des Visceralskeletes zum Cranium 251

Digitized by Google

Seite

B. Vergleichung der Visceralbogen mit unteren Bogen 255
C. Metamere Bedeutung der Visceralbogen u. Folgerung für das Cranium 257
D. Die Gestalt des Craniums als Product von Anpassungen 257
E. Einfachster Zustand des Craniums 260
F. Wirbelconcrescenz in ihrer Bedeutung für die Auffassung des Craniums 261

Zweiter Abschnitt.

Vergleichung der Kopfnerven mit Beziehung auf das Kopfskelet 264

A. Nervus vagus.
Zusammensetzung des Vagus. Obere (hintere) Wurzeln . . . 264
Beziehungen derselben zu Ganglien der Medulla oblongata . . 266
Untere (vordere) Wurzeln 268
Vergleichung derselben mit unteren Wurzeln von Spinalnerven 269
Verzweigung des Vagusstammes an die Kiemenbogen. 270
Folgerungen daraus 272
Erklärung der Verschiedenheit des Verlaufes der oberen und unteren Wurzeln durch die Schädelwand 274
Der Vagus als Nervencomplex (Polymerie des Vagus 276
B. N. glossopharyngeus 280
C. N. Facialis 280
Verhältniss des Facialis zum Acusticus 282
D. N. Trigeminus 286
Rami maxillares 286
Ramus ophthalmicus 287
Augenmuskelnerven 289
Dimerie des Trigeminus 290
E. Opticus und Olfactorius 291
Metamerie des Skeletes und der Nerven des Kopfes 293

Dritter Abschnitt.

Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen 294
Das Cranium aus einem Abschnitte einer primitiven Wirbelsäule entstanden 294
Vertebraler und praevertebraler Theil desselben 295
Horizontale Differenzirung des gesammten Kopfskeletes 295
Bedingungen für die Wirbelconcrescenz 296
Einwirkung der Concrescenz auf die Oberfläche des Craniums . . . 298
Unvollständigkeit der ontogenetischen Zeugnisse 299
Grösserer Werth der Vergleichung 301
Ergebnisse für die Entstehung des Kopfskeletes 301
Bedeutung der im Bereiche der Selachier geführten Nachweise für die höheren Wirbelthiere 303
Die neue Deutung des Craniums und ihr Verhältniss zur früheren »Wirbeltheorie« 304

Digitized by Google

EINLEITUNG.

Die Geschichte des Kopfes der Wirbelthiere steht seit Langem zuvorderst in der Reihe der Probleme der vergleichenden Anatomie. Jede Epoche der Wissenschaft hat sich daran versucht, mit mannichfaltigen Methoden, mit verschiedenem Erfolge.

Die Fragen, »wie ist der Kopf der Wirbelthiere entstanden? welche Umformungen haben seine Gebilde in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere erlitten?« mussten sich naturgemäss vor Allem dem festen Gerüste zuwenden, das, wenn auch von den anderen, um- und eingelagerten Theilen beherrscht, doch am meisten das Ganze des Kopfes vorstellt. So begann man mit dem Kopfskelete, dem Schädel, und ist auch dabei stehen geblieben, denn selbst nur hiefür ist ein befriedigender Abschluss noch nicht erreicht, und gerade das Wesentlichste harrt noch der Lösung.

Da vom Kopfskelete die knöchernen Theile als die festeren ihrer Bedeutung als Stützorgane am vollkommensten zu entsprechen scheinen, sind es die als »Knochen des Kopfes« bezeichneten Gebilde, welche zuerst die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich ziehen. Diese Bevorzugung der festen Theile gegen die sonst noch dem Kopfskelet zugehörigen, nicht ossificirten Theile ist auch desshalb naturgemäss, weil der analytischen Untersuchung in jenen Gebilden die einzigen schärfer abgegrenzten Theile entgegentreten. Man lernte so die Theile des Kopfskeletes in den Knochen kennen und unterschied sie durch Benennung der einzelnen. Die Beziehung, die ein solcher Knochen durch seine Gestaltung und Verbindung zu anderen Organen bietet, war lange Zeit das Bedeutendste, das die Untersuchung liefern konnte, und vielfach verweilt die Anatomie heute noch auf dieser primitiven Stufe.

Das praktische Bedürfniss führte zuerst zur Kenntniss des menschlichen Kopfskeletes. Daran schlossen sich die mit diesem am meisten verwandten Ge-

Digitized by Google

bilde, die Schädel der Säugethiere. Man beschrieb deren Eigenthümlichkeiten, suchte nach den Verschiedenheiten. Ferner stehende Abtheilungen der Wirbelthiere wurden allmählich herbeigezogen; man lernte das Knochengerüste des Kopfes der Vögel, der Amphibien, der Fische kennen und belegte die Theile mit Namen. Daraus erwuchs allmählich eine vergleichende Betrachtung, welche die Verschiedenheiten der einzelnen Bildungen aufdeckte, dort Theile nachwies, welche hier fehlten, und hier Veränderungen erkannte, welche dort nicht bestanden. Das früher nur getrennt Betrachtete verband sich dadurch zu einem Ganzen. Ein solches von einheitlichem Rahmen umschlossenes Bild des Kopfskeletes gab zuerst Cuvier.

Wie unvollständig auch die einzelnen Abschnitte dieser Darstellung waren, da für einen grossen Theil der oft sehr tiefgreifenden Verschiedenheiten in den einzelnen Abtheilungen keine innere Verbindung bestand, so stellt sich jener erste Versuch schon durch seine Umfassung aller Wirbelthierclassen weit über andere der Vorgänger, die nur engere Grenzen sich gesteckt hatten. Das Gemeinsame im Baue des Kopfskeletes aller Wirbelthiere war damit wenn auch nur im Einzelnen erkannt. Durch den Nachweis vieler Verschiedenheiten, z. B. einer Anzahl von Knochen, die den Fischen zukommen und den höheren Classen fehlten, ward jenes Gemeinsame nicht aufgehoben, es stellte sich in dieser Verbindung mit Neuem und Fremdem gerade recht scharf heraus, als etwas dem Organismus Eingeprägtes, Typisches. Viele der von Cuvier als Verschieden aufgeführten Theile des Kopfskeletes wurden von Anderen als gleichartig nachzuweisen versucht, und wenn Et. Geoffroy St. Hilaire und Andere in dem Kiemendeckelapparat der Teleostier Knochen erkennen wollten, welche die Säugethiere in Verbindung mit dem Gehörorgan besitzen, so sprach sich in diesem Irrthum viel eher ein Fortschritt als eine Verirrung aus. Der Fortschritt lag in der Erkenntniss einer gewissen Unterordnung der jeweiligen Function, in der Erkenntniss der Veränderlichkeit, der Biegsamkeit der Organes, welches in der einen Abtheilung zu dieser, in einer anderen Abtheilung zu jener Verrichtung Verwendung findet.

Die Fortbildung der Vergleichung der einzelnen Theile des knöchernen Kopfskeletes führte nicht bloss zu einer genaueren Kenntniss, sondern auch allmählich zum Verständniss des Zusammenhanges der einzelnen Formzustände unter einander. Eine reiche Literatur gibt ebenso Zeugniss von den ernsten Bestrebungen vieler Forscher, wie die Verschiedenheit der Meinungen die Schwierigkeit der Aufgabe beweist. J. F. Meckel, Köstlin, vor Allen aber der unter bescheidenem Titel eine ideenreiche Arbeit liefernde Hallmann, sowie endlich J. Müller begegnen uns auf diesem Wege.

Digitized by Google

Bei der nach dieser Richtung fortschreitenden Forschung wurde das Kopfskelet als solches zwar einem tieferen Verständnisse näher gerückt, aber es musste ein Complex für sich bleiben, etwas Eigenartiges, anderen Theilen des Skeletes Fremdes, so lange in ihm nicht Eigenschaften erkannt waren, welche es auf andere Skelettheile beziehen lassen konnten.

Solches geschah durch die Erkenntniss in der Zusammensetzung des Craniums verborgener Wirbel. Von Göthe und Oken ward durch die Idee, dass im Schädel Wirbel unter einander verbunden seien, eine neue Epoche angebahnt. War etwas jener Auffassung Aehnliches auch schon früher hin und wieder ausgesprochen worden, so war es doch nie in bestimmterer Form geschehen. Auch war es mehr der Schädel als Ganzes, den man einem Wirbel verglichen hatte. Es könnte darüber gestritten werden, welchem von beiden Männern für jene Entdeckung das grössere Verdienst zukomme. Das mag unberührt bleiben. Göthe war es, der unzweifelhaft zuerst jenen Gedanken fasste, aber dieser blieb doch mehr in der blossen Anschauung und gewann selbst in der späten Publication keine concrete Gestalt. Drei Wirbel kommen auf den Stirntheil des Schädels, drei auf den Antlitztheil. — Viel bestimmter tritt Oken auf. In bilderreicher, nichts weniger als klarer Darstellung vergleicht er die Wirbel des Schädels und ihre Theile mit jenen des Rückgrates. Jeder einzelne Kopfknochen erhält seinen Platz, als Körper, Bogen- oder Schlussstück eines Wirbels. Was von Knochen dem sich nicht fügen will, wird für Sinnesorgane beansprucht, auf welche auch die Wirbel bezogen werden, und das Ganze vervollständigt sich durch die Aufführung von rippenartigen Theilen, Kopfrippen, zu einem dem Rumpfe gleichartig zusammengesetzten Gebilde. Man erkennt in der Oken'schen Darstellung das Gewaltsame der Deutung, sowie weises Maasshalten in dem, was von Göthe geäussert ward. Gebührt Letzterem dafür der Preis, dass er nicht weiter ging, als die unmittelbare Beobachtung ihn geführt hatte, so darf bei Oken nicht übersehen werden, dass er die Anschauung zu einer Theorie weiter zu bilden versucht hat. Sollte der Schädel aus einem Complexe von Wirbeln gebildet erklärt werden, so mussten daran nicht bloss die Wirbel mit ihren Theilen sich finden, sondern ebenso die zu den Wirbeln gehörigen Gliedmassen, oder, wie Andere es auffassten, Rippen. Was an all' diesen Gebilden von dem Befunde an der Wirbelsäule abweicht, erklärt sich aus den neuen Beziehungen, welche hier die Wirbel zu anderen am Rumpfe fehlenden Einrichtungen erlangt haben.

Durch diese als »Wirbeltheorie« bezeichnete Hypothese verlor das Kopfskelet seine singuläre Stellung und das Unverständliche seines Baues, es ward ein modificirter, in vielen Punkten weiter entwickelter Abschnitt der Wirbel-

Digitized by Google

säule. In der ferneren Ausbildung dieser Lehre durch Bojanus, Spix, Blainville, Et. Geoffroy St. Hilaire, C. G. Carus u. A. sonderten sich wieder mancherlei Wege ab, und bald war es die Zahl der Wirbel, bald die einzelnen auf Wirbel bezogenen Knochenstücke, worin wir die Meinungen aus einander gehen sehen. Aber es ward durch jene Forscher das zuerst am Säugethierschädel erkannte Verhältniss auch an den Cranien anderer Wirbelthiere nachzuweisen versucht und dadurch der ganzen Lehre eine breitere Basis gegeben.

Die vollständigste Durchbildung erfuhr die Göthe-Oken'sche Lehre durch Owen's System der Osteologie. Durch die Aufstellung eines »Urtypus« des gesammten Skeletes ward das, was die Cuvier'sche Schule für die Vergleichung innerhalb engerer Abtheilungen geschaffen hatte, zu einem harmonischen Ganzen verbunden. Die Wirbeltheorie fand dabei eine gleichmässige Ausdehnung über »alle (4) Wirbelthierclassen«, an deren Kopfskelet vier Wirbel mit Zubehör in vielfachen Modificationen ihrer Theile nachgewiesen werden konnten.

Wie die Wirbeltheorie für die Auffassung des Kopfskeletes neugestaltend wirkte, so knüpft sich an eine andere Entdeckung eine ebenso bedeutende Umgestaltung. Aus Untersuchungen des Kopfskeletes von Fischen und embryonalen Cranien von Säugethieren war seit Langem bekannt, dass auch knorpelige Theile in die Zusammensetzung des Kopfskeletes eingehen, dass ganze Strecken des Craniums aus Knorpel gebildet werden. Diese Thatsache blieb ebenso unverwerthet, wie die gleichfalls länger bekannte, dass bei einer grossen Abtheilung der Fische das gesammte Skelet, somit auch der Schädel, nur in knorpeligem Zustande vorkommt.

Den Weg zum Verständniss dieser Thatsachen eröffnete die Embryologie, indem sie nachwies, dass ein knorpeliges Cranium den Vorläufer des knöchernen Kopfskeletes bilde. C. E. v. Baer war wohl der erste, der die Beziehungen des knöchernen zum knorpeligen Cranium am Schädel von Fischen hervorhob und zugleich die Verschiedenheit in der Genese der Schädelknochen würdigte, während später durch Dugès bei Amphibien das Maass der Betheiligung des Knorpelcraniums (*cartilage craniofacial*) an der Verknöcherung genauer festgestellt ward. Ebenso wurde die von Baer nur angedeutete Thatsache, dass ein Theil der Schädelknochen ausser Beziehung zur knorpeligen Grundlage steht, in bestimmter Weise nachgewiesen.

Von da an finden wir die embryologische Forschung nach drei verschiedenen Richtungen die Erkenntniss des Kopfskeletes fördernd, und auf jedem dieser Wege wichtige Ergebnisse erzielend. Erstlich sind es die frühesten Zustände des Craniums, denen die Beobachtung sich zuwendet. Dass der knorpelige Zustand in einem weichen, indifferenten, oder wie man das genannt hat, häutigen Zustand

Digitized by Google

einen Vorläufer hat, ähnlich wie ihn der knöcherne im knorpeligen besitzt, dass ferner das Verhalten des knorpeligen Craniums in seiner ersten Form in den einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere ein gemeinsames ist, lieferte für die Vergleichung der Cranien das erste sichere Fundament. Durch Rathke, Vogt und Agassiz ward zuerst dieser Weg beschritten, und mit der genaueren Durchforschung des knorpeligen Zustandes des Säugethiercraniums durch Jacobson erwuchs allmählich die Lehre vom Urschädel oder Primordial-Cranium. Die an diesem auftretende Sonderung von knöchernen Theilen liess die schon von Dugès erkannte Verschiedenartigkeit der Entstehung dieser Knochen weiter verfolgen, und vornehmlich durch Reichert, A. Bidder, Kölliker u. A. wird die Scheidung der Kopfknochen in solche, die aus dem Primordialcranium entstehen, und andere, die von aussen her in weicher Grundlage auftretend hinzukommen, vollzogen. Hat auch die Lehre von den »primären« und »secundären« Knochen die fundamentalen Fragen minder gefördert, ja vielmehr selbst eine neue Frage aufgeworfen, so hat sie doch die Vergleichung der einzelnen Theile wesentlich gefördert, da sie aus der Genese für die Bestimmung der Homologieen ein Kriterium schuf.

Während die Erforschung der ersten Zustände des Craniums, wie die Untersuchungen der Osteogenese das Kopfskelet an sich und nicht als etwas auf andere Gebilde Beziehbares im Auge hatten, ward ziemlich gleichzeitig nach einer dritten Richtung Bahn gebrochen, durch den Nachweis der Beziehungen des sogenannten Visceralskeletes zum Cranium. Reichert's überaus wichtige Entdeckung der Metamorphose des den Schlund umziehenden Bogensystems bei den höheren Wirbelthieren eröffnete nicht bloss einen Einblick in einen für die einzelnen Abtheilungen höchst verschiedenen Differenzirungsvorgang, sondern lieferte auch den Nachweis der Abstammung zahlreicher Knochen des Kopfskeletes aus ursprünglich dem Cranium fremden Bildungen. Damit erschloss sich zugleich zum ersten Male das Verständniss des Zusammenhanges einer ganzen Kategorie von Skelettheilen in den niederen und höheren Classen der Wirbelthiere; nämlich jene des Kiefer-Gaumenapparates. Wie bereits früher durch Meckel, Huschke u. A. für diese Richtung der Forschung der Grund gelegt ward, so wird sie durch Rathke und Bischoff in deren embryologischen Monographieen weiter geführt.

Durch die Lehre vom Primordial-Cranium und die daran geknüpften embryologischen Forschungen bezüglich des Visceralskeletes war ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntniss des Kopfskeletes besonders damit gegeben, dass nunmehr die ganz oder theilweise knorpelig bleibenden Zustände des Craniums niederer Wirbelthiere mit dem knöchernen Schädel der höheren Wirbelthiere

Digitized by Google

sich verbinden liessen. Der Knorpelzustand schliesst nicht mit den niederen ab, diese dadurch von den höheren Formen scheidend, sondern vererbt sich bis zu den höchsten Abtheilungen, wo er, auf frühe Entwickelungsstadien beschränkt, zur Entstehung eines Theiles des knöchernen Schädels die Grundlage abgibt.

Ebenso wichtig ward die Erkenntniss, dass nicht alle Theile des Kopfskeletes aus dem Primordialcranium hervorgehen, dass eine Anzahl derselben der knorpeligen Grundlage entbehrend, entweder durch Hautknochen vorgestellt sind, oder, in anderer Auffassung, nach Art derselben entstehen.

Während diese allmählig auf die feineren Verhältnisse der Genese des knöchernen Craniums sich lenkenden Untersuchungen in immer ausgedehnterem Maasse feststellten, dass auch die Chorda dorsalis in einen Abschnitt der Schädelbasis sich fortsetzt, konnte darin eine Beziehung des Craniums zur Wirbelsäule gesehen werden. Als Vorläufer des gesammten Axenskeletes erschien die Chorda dorsalis zu dem im Wirbel sich gliedernden Theile jenes Skeletes in demselben Verhältnisse, wie zu dem anderen Abschnitte, der als Primordial-Cranium nicht in knorpelige Segmente zerlegt ward. Wenn man aus der Existenz der Chorda im Cranium auf die Wirbelnatur desselben schloss, so musste man wieder jene Auffassung nur auf denjenigen Theil des Craniums beschränken, der in seiner Basis von der Chorda durchsetzt wurde. Dadurch erfuhr die Göthe-Oken'sche Hypothese eine bedeutende Modification, indem eine Anzahl von Knochen weder auf Wirbel bezogen, noch vom Visceralskelet abgeleitet werden konnte. Auch in anderer Weise geschah jener Hypothese bedeutender Eintrag durch die Embryologie, denn anstatt dass die neuen Thatsachen bezüglich der Urform des Craniums sich zu Gunsten der Wirbel-Hypothese verwerthen liessen, sprachen sie gerade gegen dieselbe, da sie sowohl das »membranöse« wie das knorpelige Cranium niemals aus Wirbelsegmenten sich aufbauend, sondern stets als ein Continuum erwiesen. Nur durch gänzliches Ignoriren der Embryologie konnte an dem starren Wirbelsystem, wie dies durch Owen geschah, festgehalten werden, und wenn auch andere mit den entwickelungsgeschichtlichen Ergebnissen Vertraute jener Hypothese in modificirter Form das Wort redeten, so entsprang dies mehr aus dem Drange nach einer Lösung des Schädelproblems, als aus der Prüfung der embryologischen Thatsachen.

Bei dieser Sachlage musste das ablehnende Verhalten Cuvier's gegen die Wirbel-Hypothese Nachfolge finden, und selbst bei den meisten Anhängern derselben übte sich die Kritik mehr in Beschränkung als in Weiterbildung. Man schien eine Anschauung nicht sofort aufgeben zu können, die, wenn auch nirgends realen Boden gewinnend und deshalb unhaltbar, doch einmal in ihrem Wesen als ideales Ziel der Wissenschaft vorgeschwebt hatte. Anstatt der drei

Digitized by Google

von den meisten Anatomen zugelassenen Schädelwirbel halten manche, wie C. Vogt, nur das Occipitalsegment des Craniums einem Wirbel vergleichbar, und ähnlich spricht sich auch Agassiz aus. Andere treten noch mehr auf die Cuvier'sche Seite.

Unzweifelhaft der bestgewappnete Gegner erstand der Wirbel-Hypothese in Huxley. Seine zuerst in einer »*Croonian lecture*«, später in den »*Elements*« entwickelten Gründe stützen sich auf die Thatsachen der Embryologie. Die erste Anlage des gesammten Axenskeletes ist eine gleichartige, sondert sich aber in zwei Abschnitte, welche beide die Chorda umfassen, der hintere differenzirt sich zur Wirbelsäule, der vordere ist niemals gegliedert, er wird zur Anlage des Craniums. Dieselbe geht eigenthümliche Veränderungen ein, ebenso wie die Wirbelsäule in ihrer Differenzirung ihren eigenen Weg einschlägt. »Der Schädel ist nicht mehr eine modificirte Wirbelsäule, als die Wirbelsäule ein modificirter Schädel; aber beide sind wesentlich gesonderte und verschiedene Modificationen einer und derselben Bildung.«

Nach meinem Dafürhalten hat Huxley den Angelpunkt der ganzen Wirbelfrage getroffen, denn alle Begründungen aus der Anordnung der Ossification des Craniums oder der sonst getrennten Knochen des Kopfes werden hinfällig, sobald feststeht, dass am Knorpel-Cranium keine Spur von Wirbelsegmenten besteht. Schon der Nachweis, dass ein nicht geringer Theil der auf Stücke von Wirbeln bezogenen Knochen, wie z. B. die sämmtlichen Knochen des Schädeldaches, gar nicht knorpelig präformirt ist, musste die »Wirbeltheorie« erschüttern, nicht minder die Thatsache, dass in den unteren Abtheilungen, bei Fischen und Amphibien, die Beziehung der vor dem Occipitalsegmente liegenden Abschnitte des Craniums auf Wirbel am schwierigsten ist. Und gerade in jenen Abtheilungen müssten sich doch die Reste ursprünglicher Wirbel am vollständigsten erhalten haben. Somit ist weder von Seite der Embryologie, noch durch die Vergleichung der ossificirten Bestandtheile des Craniums jene Auffassung begründbar. Sie wird daher als vor der Kritik nicht bestehbar aufgegeben werden müssen.

Ich sehe also mit Huxley in den sogenannten Wirbeln des Schädels, in welcher Zahl man sie auch annehmen mochte, keine von Wirbeln ableitbaren Bildungen. Die einzelnen jene Segmente zusammensetzenden Skelettheile sind niemals Theile von Wirbeln gewesen, können also auch keine solchen vorstellen, wenn sie verknöchert sind. Soweit sie aus dem Primordial-Cranium hervorgehen, sind sie discrete Ossificationen eines stets continuirlichen Knorpelstückes, angepasst an die Form jenes Knorpel-Craniums und den Verhältnissen seines Wachsthumes entsprechend sich ver-

Digitized by Google

grössernd. Soweit sie nicht aus dem Knorpelcranium entstehen, sind sie theils an ihm gebildete Belegknochen, die ursprünglich dem Integumente entstammen, theils Ossificationen, die in oder an Theilen des Visceralskeletes auftreten, und von daher dem Cranium zukommen.

Ist nun damit für das Einzelne ein Verständniss gewonnen, so bleibt das Ganze des Kopfskeletes doch unerklärt und erscheint unverständlich, so lange es, wie nach dieser Auffassung, als ein dem übrigen Axenskelet völlig fremder Theil betrachtet werden muss. Daran wird nichts geändert durch die Vollständigkeit, in der die Homologieen der einzelnen Knochen durch die Wirbelthierreihe nachweisbar sein mögen.

Liegt also im Kopfskelet noch ein Problem vor, so wird man bei jener Vergleichung der knöchernen Bestandtheile desselben nicht stehen bleiben dürfen. Man wird vielmehr zu einer neuen Prüfung der Thatsachen schreiten müssen, auf deren Grund die ehedem hergestellte Vergleichung des Craniums mit der Wirbelsäule sich unhaltbar erwies. Von diesen Thatsachen ist die bei weitem wichtigste, dass am Primordial-Cranium keine Spur einer Gliederung im Wirbel besteht. Ist diese Thatsache nach allen Seiten erwiesen, so ist das Problem für jetzt unlösbar. Ist sie dagegen noch keineswegs so feststehend, wie es scheinen möchte, so wird eine neue Untersuchung geboten sein.

Prüfen wir die Grundlagen, so ergibt sich, dass ein Nachweis einer mangelnden Gliederung des Knorpel-Craniums bei solchen Wirbelthieren geliefert wurde, deren Knorpel-Cranium vergänglich ist, insofern aus und an ihm ein knöcherner Schädel sich aufbaut. Embryonen von Säugethieren, Vögeln, Amphibien, Knochenfischen dienten als Objecte. Es wird nicht bezweifelt werden können, dass das Knorpel-Cranium dieser Thiere eine gemeinsam ererbte Bildung sei, und ich glaube, auch darüber herrscht keine Divergenz der Meinungen, dass ein Zustand als der ursprüngliche angenommen werden muss, in welchem das Knorpel-Cranium ohne Ossificationen bestand. Wir werden diesen Zustand als den niederen bezeichnen dürfen, da er dem Auftreten von Ossificationen vorhergeht. Findet sich nun dieses Knorpel-Cranium in einer Abtheilung der Wirbelthiere vollständig und ohne Ossification persistirend, so wird man diese Form allen anderen, ein mehr oder minder vollständig knöchernes Cranium besitzenden gegenüber als die niedere anzusehen haben, wenn auch zunächst nur in Beziehung auf das Cranium. Eine solche Abtheilung bilden die Selachier — Haie und Rochen. — So lange an dem knorpeligen Cranium dieser Thiere nicht gleichfalls das Fehlen jeder auf eine ursprüngliche, Wirbeln entsprechende Segmentirung deutenden Spur nachgewiesen ist, erscheint eine auf die nur kurze Zeit bestehenden Knorpel-Cranien der Teleostier wie der höheren

Digitized by Google

Wirbelthiere gestützte Beweisführung unvollständig. Die Cranien der Selachier sind aber noch nicht in den Kreis jener Forschung gezogen worden, wie sie denn bis jetzt nur in höchst unvollkommener Weise bekannt sind. Letzteres wird aus meiner Untersuchung hervorgehen, die ich vornehmlich auf Grund der überaus wichtigen, wenn auch bis jetzt noch wenig gewürdigten Thatsache, dass in der genannten Abtheilung das in den anderen Abtheilungen vergängliche Primordial-Cranium sich unverändert forterhält, unternommen habe.

Wenn wir schliessen dürfen, dass da, wo die Urform des Craniums fortbesteht, auch andere Theile des gesammten Kopfskeletes sich minder verändert zeigen werden, so werden die Selachier zu einer Untersuchung des letzteren gleichfalls die geeignetsten Organismen sein. Sie werden die Grundlage bieten, auf der die vergleichende Anatomie des Kopfskeletes der Wirbelthiere sich sicherer erheben kann, als von bereits differenzirteren Formen, wie es die knöchernen Cranien sind.

Da mir das Knorpelcranium der Selachier zum Ausgangspunkt so wichtig erschien, weil es einen tiefer stehenden Zustand repräsentirt, bedarf es noch der Rechtfertigung wegen des Ausschlusses der Cyclostomen, die gleichfalls mit einem Knorpelskelete versehen und zudem noch in der ganzen übrigen Organisation eine tiefere Stufe einnehmend, jenen Anforderungen noch besser hätten entsprechen müssen. Darauf kann erwidert werden, dass sowohl in dem Cranium wie in vielen Punkten ihrer übrigen Organisation die Cyclostomen bedeutend abweichende Verhältnisse darbieten und keinen so directen Anschluss an die übrigen Wirbelthiere bieten. Sie wurden daher von Häckel mit allem Recht als Monorrhina den Amphirrhina gegenüber gestellt. Die darin ausgesprochene Auffassung kann kaum schärfer präcisirt werden. Von so abweichenden, keine stricten Vergleichungen zulassenden Formen auszugehen, wäre kein glücklicher Gedanke. Wenn auch durch die Deutungen, welche Huxley einzelnen Theilen des Craniums gab, dasselbe dem Cranium der Amphirrhina näher gerückt scheint, so besteht darüber doch keineswegs Sicherheit. Die gewiss vorhandene Verbindung mit den Amphirrhinen mag nachzuweisen sein, aber die Entfernung, welche zwischen diesen und den Cyclostomen liegt, wird dadurch nicht vermindert.

Was endlich das Verhältniss der Selachier zu anderen Gruppen der Fische angeht, so werde ich dasselbe auf den folgenden Seiten näher zu beleuchten suchen und hoffe damit den Einwänden zu begegnen, welche gegen meine Auffassung schon mehrmals erhoben worden sind. Am meisten für diese Auffassung werden die Ergebnisse der Untersuchung sprechen können.

Digitized by Google

Die systematische Stellung der Selachier.

In der zoologischen Systematik gibt es Partieen, in welchen die Meinungen aus einander gehen können, ohne dass man die einzelne eines Irrthums zeihen dürfte. Wenn es sich um die Anordnung von gleichwerthigen Abtheilungen handelt, oder von solchen, die durch einzelne gleich tief greifende, aber verschiedene Organsysteme betreffende Differenzen unterschieden sind, wird es vom subjectiven Ermessen des Beurtheilers abhängen, welchen Charakter er in den Vordergrund stellt und als am schwersten wiegend betrachtet. Es ist dann ziemlich unnützer Streit, die eine Ansicht der anderen gegenüber vertreten zu wollen, und bei solchen systematisch gleichwerthigen Abtheilungen, d. h. solchen, die vom gemeinsamen Stamme gleich weit sich entfernt haben, ist es gewiss am zweckmässigsten, auf eine Rangordnung, auf ein Ueber- oder Untereinanderstellen, gänzlich zu verzichten.

Anders verhält es sich bei solchen Abtheilungen, die unter sich in einem Abhängigkeitsverhältnisse stehen und eine Subordination unzweifelhaft erscheinen lassen, insofern die eine Abtheilung von der anderen abgeleitet werden muss. Hiebei muss beachtet werden, dass solche Ableitungen nur bedingterweise möglich sind, sobald es sich um lebende Formen handelt, und hierüber muss ich mich näher aussprechen, um nicht missverstanden zu werden. Wenn wir zwei Organismen mit einander vergleichen und in beiden nah verwandte Organisationen entdecken, von denen die eine einen niederen Zustand, die andere einen höheren repräsentirt, der Art, dass die höhere auf verfolgbaren, wohl auch während der individuellen Entwickelung nachweisbaren Wegen aus der niederen entstanden gedacht werden kann, so werden wir die eine niedere als Stammform der anderen bezeichnen können. Man braucht dabei keineswegs im Sinne zu haben, dass die höhere Form unmittelbar aus der niederen hervorging. Vielmehr hat man sich die Sache derart vorzustellen, dass in der niederen Form die Fortsetzung eines Organisationszustandes sich erhalten hat, der in der anderen Form allmählich sich veränderte und dadurch zu einem höheren, d. i. differenzirteren hinführte.

Wenn die von irgend welcher Stammform ausgehenden, verschiedenartig sich differenzirenden Generationsreihen, wie sie zeitlich nach einander existiren mussten, räumlich und zeitlich neben einander vorkämen, würde in der Erkenntniss der Beziehungen der einzelnen Organismen zu einander kein Zweifel sein. Da uns aber in den gegenwärtig lebenden Organismen nur Endpunkte jener nothwendig vorauszusetzenden Generationsreihen vorliegen, deren Stammformen

Digitized by Google

uns unbekannt sind, ist es Aufgabe der Forschung, aus der Vergleichung der Organisation jener Organismen das Gemeinsame aufzusuchen, um von daher als von etwas Ererbtem auf die ursprüngliche Stammform zu schliessen. Wenn ich weiss, dass allen Wirbelthieren eine Chorda dorsalis zukommt, die eine bestimmte Lagerung zum Nervensysteme und zum Ernährungsapparate besitzt, so werde ich der Stammform aller Wirbelthiere ein solches Organ zuschreiben, weil nur dann verständlich wird, dass es allen Wirbelthieren (durch Vererbung) zugetheilt ward. Ich werde aber solche Wirbelthiere, deren Chorda unverändert bleibt, bezüglich dieses Verhaltens tiefer stellen als jene, deren Chorda verändert wird oder gänzlich verschwindet, denn die ersteren verhalten sich eben weniger verändert, stehen somit der Stammform näher, indess die anderen die veränderten, differenzirteren und damit entfernteren sind.

Dieses vorausgeschickt, wende ich mich zur Beantwortung der eigentlichen Frage und werde zunächst an der Organisation der Selachier zeigen, dass Ganoïden und Teleostier weiter differenzirte Formen sind, indess an den Selachiern sich noch am meisten von der Stammform erhalten hat.

Integument. Die allgemeine Verbreitung der Placoïdschüppchen bei den Haien lässt diese Form der Hautverknöcherung als die unter den Selachiern niederste betrachten, gegen welche die grösseren Hautzähne und Platten mancher Rochen als differenzirte Zustände sich verhalten. Die völlige Uebereinstimmung im Wesentlichen des Baues der Placoïdschüppchen und der Zähne der Kiefer lehrt, dass beiderlei Gebilde, Hautzähne und Kieferzähne, zusammengehören*). Da die Kieferzähne die differenzirteren, höher entwickelten Gebilde, die Hautzähnchen dagegen die indifferenten sind, müssen erstere von letzteren abgeleitet werden. Die Kieferzähne erscheinen als Differenzirungen eines vom äusseren Integumente her sich in die Mundhöhle fortsetzenden ursprünglich gleichartigen Zahnbesatzes, wie denn viele Haie die ganze Schlundhöhle oder doch grosse Strecken derselben mit denselben Zähnchen besetzt zeigen, welche das Integument trägt, und bei manchen die Kieferzähne sich auch in der Form den Hautzähnen gleich verhalten, zuweilen selbst im Volum sich wenig davon unterscheiden. Zwischen den Kieferzähnen junger Haie und den Hautzähnchen erwachsener besteht häufig gar keine andere Verschiedenheit, als die der Oertlichkeit des Vorkommens.

Wenn diese Verhältnisse wie gebührend in näheren Betracht genommen werden, so wird man bei den Haien einen Zustand statuiren müssen, der die erste Genese der Kieferzähne noch in ihrem ursprünglichen Zusammenhange

*) Neuerdings hat auch Hannover auf diese Uebereinstimmungen hingewiesen.

Digitized by Google

mit Hautgebilden zeigt, und damit die Herkunft aller davon ableitbaren Zahnbildungen erkennen lässt.

Damit berühre ich eine Frage, auf welche verschiedene Antworten gegeben werden können. Die Zahnbildungen der Wirbelthiere sind entweder verschiedenartigen Ursprungs, d. h. dieselben sind in den einzelnen Abtheilungen selbständig entstanden, oder sie leiten sich von Einer Quelle ab und Eine Form ist als der Ausgangspunkt aller der mannichfaltigen Formzustände anzusehen, welche diese Gebilde besitzen. Im ersteren Falle bleibt die Ausführbarkeit der Herstellung einer Verknüpfung der verschiedenen Formen der Zähne ausser Betracht, man wird jeder Form einen selbstständigen Ursprung zutheilen. Hat man sich jedoch hiebei vorzüglich auf die Verschiedenartigkeit der Zahnformen gestützt, — und nur dann hat jene Annahme einen Sinn, — so übersieht man, dass innerhalb engerer Abtheilungen, selbst bei derselben Art, sogar an demselben Kiefer verschiedene Formen, oft ausserordentlich von einander abweichende Zahngebilde vorkommen, wofür die Fische, lebende wie fossile, reiche Beispiele darbieten. Wenn man sich klar gemacht hat, dass bei sehr nahen Verwandten, unter den Selachiern z. B. bei Mustelus und Galeus, die man doch gewiss von gemeinsamer Abstammung halten wird, sehr verschiedene Zahngebilde bestehen, wenn man weiss, dass bei den Rochen die Zähne nicht selten der sexuellen Sonderung gemäss sich verschieden verhalten, dass ferner bei anderen Fischen auch nach dem Alter sogar nicht unbedeutende Verschiedenheiten der Zähne bestehen, so wird man diese Verschiedenheit als den Ausdruck einer Differenzirung, eines Sonderungsvorganges betrachten müssen und zur Annahme einer gemeinsamen Grundform gelangen. Die Zahnbildung an sich ist dann dieser Auffassung gemäss das für alle zahntragenden Wirbelthiere *vererbte* Moment, die Verschiedenheit der Gestaltung und der Structur das durch *Anpassung* Erworbene.

Die Annahme Einer Grundform der Zähne führt zur Frage nach der Entstehung derselben. Dafür können wieder zwei Ansichten bestehen. Nach der einen werden die Zähne sofort in ihrer Function als Zähne auf den Kieferrändern entstanden sein, nach einer anderen werden auch sonst im Integumente verbreitete Hartgebilde an den von ihnen an den Kieferrändern besetzten Strecken in die Function als Zähne getreten sein. Die Zahnfunction ist dann eine neue, differenzirte, im Gegensatz zur früheren indifferenten.

Gegen die erste Ansicht spricht die wichtige Thatsache, dass für die meisten Organe erst ein indifferenter Zustand bestand, oder ein Zustand, in dem das Organ eine oder mehrere andere functionelle Bedeutungen besass. Jene Auffassung postulirt dagegen schon ein functionell und damit auch anatomisch differenzirtes Gebilde, dessen erster Zustand bereits in jener Richtung verwendet

Digitized by Google

wird, und sich dadurch auf Grund der Vererbung erhielt. Wenn wir uns ein solches Verhältniss auch vorstellen könnten, so ist damit dem bei den Haien offen liegenden Befunde gegenüber Nichts erwiesen, wir können zwar die Möglichkeit zugeben, aber damit wird die erwähnte Thatsache, dass bei den Selachiern die Zähne vom Integumente her ableitbar sind, nicht aufgehoben. Es wird also jene andere Ansicht als die begründetere gelten dürfen, welche Haut- und Kieferzähne nicht bloss für gleichartige Gebilde nimmt, sondern noch die letzteren aus einem den ersteren entsprechenden indifferenten Zustande ableitet.

Nachdem wir zur Annahme einer Stammform der Zähne gelangten und diese bei Selachiern in Integumentgebilden verbreitet fanden, so fragt es sich weiter, ob diese Formen der Hautzähnchen in demselben Befunde als Stammformen gelten könnten. In dieser Beziehung ist zu betonen, dass ich nicht sowohl die nämlichen Hautzähnchen, wie sie die heute lebenden Selachier besitzen, sondern vielmehr ähnliche, im näheren Verhalten allerdings noch unbekannte Hautgebilde im Sinne habe, dass ich aber bei weitem das grössere Gewicht auf den bei den Selachiern zu führenden Nachweis vom Zusammenhange der Kieferbedeckung und den Hartgebilden des Integumentes legen muss und nur wenig auf die specielle Form dieser Theile. Das ist eben das Bedeutungsvolle, dass beiderlei Gebilde bei den Selachiern gleichartig beschaffen sind, und das wäre ebenso wichtig, wenn sie Platten oder irgend andere Bildungen vorstellten *).

Diese Gleichartigkeit erscheint als ein niederer Zustand gegenüber den Differenzirungen, welche Ganoïden und Teleostier an denselben Theilen aufweisen. Die Hartgebilde des Integumentes der Ganoïden sind, wenigstens in der rhomboidalen Schuppenform, bestimmt als Modificationen der Placoïdschüppchen der Selachier zu erkennen, aber die Zähne der Ganoïden sind nicht mehr von diesen rhomboidalen Schuppen ableitbar, wohl aber von Zahnbildungen, wie sie bei Selachiern bestehen. Weiter entfernen sich die Cycloidschuppen der Ganoïden, oder auch die Panzerplatten fossiler Formen und der Störe, und in den Schuppen der Teleostier ist diese Differenzirung in noch höherem Maasse ausgebildet. Dasselbe gilt von den Zahnbildungen, die sich immer weiter von den Hartgebilden des Integumentes entfernen.

*) Ein gleichfalls das Gebiss der Selachier auf eine niedere Stufe verweisender Umstand ist der Mangel von Beziehungen der Zähne zu den Skelettheilen der Kiefer. Bei manchen finden sich sogar Zähne an Strecken, die gar keinen festen Skelettheil als Unterlage besitzen. Dies gilt von den mittleren oberen Zähnen bei den Notidaniden, deren Palatoquadratknorpel median ziemlich weit von einander abstehen.

Digitized by Google

Man findet also wie die bei Selachiern gleichartigen Zustände sich bei Ganoïden und Teleostiern differenzirt haben. Integumentgebilde und Kieferzähne, jedes geht seinen eigenen Weg der Sonderung, und nur bei den Selachiern finden sich beide zusammen. Aus dem bei den letzteren offenbaren Zustande der Indifferenz gegenüber dem Verhalten der übrigen Fische folgere ich den niederen Zustand der fraglichen Theile bei den Selachiern. Wie Teleostier und Ganoïden ihnen sich gegenüber stellen, so verhalten sich auch Dipnoï und Chimären, beide durch hoch differenzirtes Gebiss ausgezeichnet, und erstere auch durch eine Schuppenform, die viel eher den Teleostiern oder den Ganoïden sich anschliesst.

Skelet. Kopfskelet. Während ich bezüglich des genaueren Verhaltens auf die Ergebnisse dieser Abhandlung verweisen muss, soll hier nur der knorpelige Zustand des gesammten Kopfskeletes betont werden. Wenn dieser als der frühere im Gegensatz zum knöchernen, späteren zu beurtheilen ist, stellen sich die Selachier tiefer als die Dipnoï, die Ganoïden und Teleostier. Nur die Chimären könnten mit ihnen noch auf gleicher Stufe stehen. Aber mit dem Cranium derselben finden sich bereits Theile des Visceralskeletes verschmolzen, die bei allen Selachiern noch frei sind, woraus sich für die Chimären ein differenzirter, höherer Zustand ableitet.

Wirbelsäule. Der knorpelig bleibende Zustand*) der Wirbel, ihrer Bogenstücke und der Rippen stellt wieder die Selachier unter die Dipnoï, die meisten lebenden Ganoïden und die Teleostier. Für fossile Ganoïden ist der gleiche Zustand der Wirbelsäule wahrscheinlich. Jene, von denen gar keine Reste der Wirbelsäule sich erhalten haben, können hier nicht als Beleg für einen niederen Formzustand gelten, da nicht ersehen werden kann, welchen Antheil die Chorda und welchen knorpelige Wirbel besassen. Für die Störe besteht zwar eine niedere Form in der gleichmässigen Ausdehnung der mächtigen Chorda dorsalis, worin auch die Chimären und die Dipnoï übereinstimmen. Für die letzteren wird das durch die knöchernen Rippen und oberen Bogen vollständig wieder aufgewogen, und die Erwägung, dass bei manchen Haien, wie Centrophorus — dann Notidaniden — die Chorda relativ nur wenig verändert

*) Dieser Zustand wird nicht wesentlich alterirt durch die Verkalkungen, welche bestimmte Partieen der Wirbelkörper erleiden. Es liegt darin zwar ein Sonderungsvorgang, aber einer untergeordneten Art. Auf keinen Fall kann er der Ossification als morphologisch gleichwerthig betrachtet werden. Ebenso untergeordnet ist die Sonderung des perichordalen Knorpels der Wirbelkörper in eine innere und äussere Schicht, die durch eine elastische Membran (die Limitans) getrennt sind und zur Aufstellung einer besonderen knorpeligen Chordascheide — eben der inneren perichordalen Knorpelschichte — Anlass gegeben haben.

Digitized by Google

ist, gestattet nicht, die mit gleichmässig persistirender Chorda versehenen Abtheilungen der Fische viel niederer als die Selachier zu stellen. Bei den Chimären erscheint dagegen die Verschmelzung der vorderen Wirbel als ein differenzirter Zustand. Bezüglich des Antheils, den die Wirbelsäule am Skelete der Schwanzflosse hat, stellen sich wieder die Selachier tiefer als Ganoïden und Teleostier, aber Chimären und Dipnoï werden in dieser Beziehung noch unter den Selachiern stehen*).

Gliedmassen. Dass das Gliedmassenskelet aller lebenden Ganoïden von einem Zustande sich ableitet, der jenem bei den Selachiern gleich sein musste, und dass jenes der Teleostier wiederum von einem dem der Ganoïden ähnlichen Befunde abstammen muss, das habe ich bereits vor längerer Zeit ausführlich nachgewiesen, und habe darin bis jetzt noch keine ernste Widerlegung

*) Diese Auffassung der Wirbelsäule der Selachier bedarf einer Erläuterung, da sehr wenig beachtet wird, dass der Begriff hohe und niedere Organisation sich ganz verschieden verhält, je nachdem man ihn auf die Phylogenie bezieht oder ohne diese physiologisch beurtheilt. Die Organisation einer Milbe oder eines Schmarotzerkrebses steht physiologisch betrachtet weit unter der eines Ringelwurmes, aber wir stellen Milbe' oder Schmarotzerkrebs dennoch höher, halten ihre Organisation für höher in phylogenetischer Beziehung. So ist die Wirbelsäule der Selachier ohne Beziehung auf die Phylogenie auf einer hohen Stufe. Die mächtige, sonst nur in höheren Abtheilungen bestehende Entwickelung des Knorpels und dessen Differenzirungen berechtigen zu diesem Ausspruche. Aber phylogenetisch nimmt sie eine tiefe Stufe ein, denn von ihr ähnlichen Zuständen der Wirbelsäule leiten sich sowohl die bei Ganoïden und Teleostiern bestehenden Bildungen dieses Skelettheiles ab, wie auch wiederum jene der höheren Wirbelthiere, nicht aber können die Knorpelskelete der Selachier von den bereits ossificirten Zuständen des Skeletes abgeleitet werden. In dieser Richtung habe ich mich schon früher einmal ausgesprochen («Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule» Leipz., 1861, S. 61) und ohne Rücksicht auf die Phylogenie mit Bezug auf die bei den Teleostiern bestehende Rückbildung des Knorpelskeletes geäussert, dass bei den Selachiern ein höherer Zustand der Wirbelsäule vorhanden sei. Das war auch noch aus dem folgenden Satze: «dass ich die Wirbelsäule der Selachier, nicht obgleich, sondern weil sie aus Knorpel besteht, höher stelle als die der Teleostier» leicht verständlich. Kölliker hat das zu einer Bemerkung gegen mich benutzt («Wirbel der Selachier» Frankfurt a. M., 1864, S. 47) und belehrt mich, dass «die knöcherne Wirbelsäule den vollendeten Zustand vorstelle etc.», dass ich also «Unrecht» habe. So gern ich bereit bin, Belehrungen anzunehmen, so kann ich es leider in diesem Falle nicht, da Kölliker seine lange «Bemerkung» damit schliesst: «dass die knorpelige Wirbelsäule der Selachier in ihren entwickelten Formen bei weitem die vollkommenste der primordialen Wirbelsäulen ist und Bildungen erreicht, die unbedingt höher stehen als die einfacheren Formen der höheren Entwickelungsreihe der knöchernen Wirbelsäulen.» Da in der letzten Phrase doch nur die Teleostier gemeint sein können, findet sich Kölliker mit mir in der schönsten Harmonie, und es bliebe nur fraglich, was er mit jener «Bemerkung» eigentlich wollte, wenn nicht viele andere gegen mich gerichtete Bemerkungen von gleichem logischen Werthe befriedigenden Aufschluss darböten.

Digitized by Google

erfahren. Das bezügliche Skelet der Selachier ist das vollständigere, zu dem das der Ganoïden sich als eine Rückbildung verhält, und ebenso stellen sich die Teleostier zu den Ganoïden. In dieser Beziehung scheinen mir die Thatsachen sowohl bezüglich des Schultergürtels als auch der Vordergliedmassen ausserordentlich klar zu liegen. Gleiches gilt von den Hintergliedmassen. Die Selachier sind somit unterhalb der Ganoïden zu stellen, da für diese die Existenz eines Flossenskeletes, wie es die Selachier besitzen, nothwendig vorausgesetzt werden muss. Chimära stellt sich den Selachiern gleich. Auch Lepidosiren steht bezüglich des Typus der Gliedmassen nicht tiefer, nur die Volumsentfaltung ist eine geringere. Durch die Ossification des Schultergürtels rückt aber Lepidosiren wieder über die Selachier. Dagegen bietet sich bei Ceratodus*) ein neuer Typus des Gliedmassenskeletes dar. Bei den Selachiern, Chimären, Lepidosiren sind die Knorpel-Strahlen am Flossenstamme nur auf Einer Seite angebracht, der Typus ist uniserial. Von einer solchen Skeletform sind die Gliedmassenskelete aller höheren Wirbelthiere ableitbar. Bei Ceratodus ist das Gliedmassenskelet ein biseriales, die Grundform, die ich als Archipterygium bezeichnete, ist gefiedert. Wenn es sich erweist, dass diese Form bei manchen fossilen Ganoïden verbreitet vorkam, so kann daraus nur geschlossen werden, dass die lebenden Ganoïden sich sehr weit von jenen entfernen, dass man also unter jenem Namen von einander sehr weit entfernt stehende Formen zusammenfasst, denn die biseriale Form des Flossenskeletes ist entweder ein früherer, älterer Zustand als die uniseriale, oder mindestens ein gleich früher, gleich alter. Nur das erscheint mir sicher, dass die biseriale Form nicht von der uniserialen abzuleiten ist, dagegen ist wahrscheinlich die uniseriale durch Rückbildung der biserialen entstanden, wie am Brustflossenskelete mancher Haie erweisbar ist**). Desshalb kann Ceratodus bezüglich des Gliedmassenskeletes nicht über die Selachier gestellt werden, aber mit Gewissheit auch nicht tiefer.

Nervensystem. Für das centrale Nervensystem ergibt sich das Gehirn der Selachier zwar mit jenem der Chimären und der Ganoïden am meisten in Uebereinstimmung, während das der Teleostier die Aehnlichkeit mehr in den früheren Zuständen besitzt. Aus den Differenzirungen der einzelnen Abschnitte des Selachierhirnes ist jedoch bei den grossen in den einzelnen Gattungen herrschenden Verschiedenheiten weniger eine die Selachier als Abtheilung umfassende absolut höhere Stufe des Hirnes, als eine bedeutende Divergenz der

*) S. Günther in »Proceed. of Royal. Soc.« Nr. 127, 1871 und »Annals and Mag. of nat. hist.« March, 1871.

**) Siehe meine Untersuchungen über das Archipterygium in der Jen. Ztschr. Bd. VII, S. 131.

Digitized by Google

Ausbildung der einzelnen Theile ableitbar. An der Medulla oblongata bieten manche Selachier sogar ganz bestimmte auf einen niederen Zustand verweisende Einrichtungen. Daher besteht kein Grund, das Selachierhirn von jenem der Ganoïden abzuleiten, beide können höchstens auf gleicher Stufe stehend beurtheilt werden.

Das peripherische Nervensystem zeigt am cerebralen Theile wiederum innerhalb der Selachier die primitiveren Verhältnisse. In meiner Arbeit über die Kopfnerven von Hexanchus habe ich mehrere dieser Punkte hervorgehoben *). Aus dieser kann auch ersehen werden, dass die bei Lepidosiren bestehende Verbindung des Glossopharyngeus mit dem Vagus nicht als der ursprüngliche Zustand angesehen werden darf. Bezüglich näherer Verhältnisse muss ich auf die angeführte Untersuchung verweisen.

Darmcanal. Dieses Organsystem besitzt nur bei Chimära ein einfacheres Verhalten. Bei den Ganoïden kann es als dem der Selachier gleichstehend gelten, und bei den Teleostiern entfernt es sich davon. Der letzte bei Selachiern, Chimären und Dipnoï als Cloake erscheinende Abschnitt ist bei Ganoïden in der Rückbildung begriffen.

Schwimmblase. Da dieses Organ bei manchen Selachiern im rudimentären Zustande erkannt wurde, so kann daraus geschlossen werden, dass es bei den Vorältern der Selachier ausgebildet war. Diese Vorältern oder Stammformen der Selachier müssen eine Summe von Eigenschaften besessen haben, die sich auf die lebenden vererbten, sie müssen eben desshalb selachierähnlich gewesen sein. Das scheint unerlässlich. Desshalb können jene Fische, welche diese Eigenschaften nicht besitzen, auch nicht der Stammform der lebenden Selachier näher stehen, wie auch immer ihre Schwimmblase sich vollständig erhalten haben mag. Aus dem Vorkommen eines Schwimmblasenrudimentes bei Selachiern, im Gegensatze zur ausgebildeten Schwimmblase bei den Ganoïden (denen darin auch Ceratodus sich gleichstellt), sowie bei vielen Teleostiern, kann also nicht eine absolut höhere Stellung derselben gefolgert werden. Es ist eben hier ein Organ rückgebildet, das bei anderen sonst differenzirten Formen sich erhielt. Dieses Organ dient also mehr zur Verknüpfung der Selachier mit den anderen Abtheilungen als zu einer Hebung der ersteren auf eine höhere Stufe **).

Kiemen. Die grosse Ausbildung der Kiementaschen, sowie ihre Vermehrung auf 6 und 7 in einzelnen Formen (Notidaniden) zeigt bei den Sela-

*) »Jenaische Zeitschrift« Bd. VI, S. 497.

**) Hinsichtlich der Beziehungen der Schwimmblase zu den Lungen der Dipnoï könnte man der Meinung sein, als ob der respiratorisch fungirende Zustand dieser Anhangsgebilde des

Digitized by Google

chiern dieses Organsystem auf einer hohen Stufe. Wenn die geringere Zahl aus der grösseren abgeleitet werden muss und als Reduction zu deuten ist, so müssen die mit einer grösseren Kiemenzahl versehenen Selachier als niedere Formen gelten, in denen die bei den übrigen mit nur fünf Kiementaschen versehenen Selachiern rückgebildeten Kiemen sich erhalten haben. Durch einen Nachweis solcher bei den letzteren vorkommender Rudimente würde diese Deutung gesichert sein. Da aber bei den fünf Kiemen tragenden Selachiern hinter dem letzten Kiemenbogen keine Spuren einer rückgebildeten Kieme erkannt werden können, so wäre die Ableitung der pentabranchialen Formen von hexabranchialen oder heptabranchialen Formen etwas problematisch, wenn nicht bei den Embryonen der Rochen durch Wyman*) sechs Kiemenspalten (abgesehen von der in das Spritzloch übergehenden Spalte) nachgewiesen worden wären. Dadurch wird die Stammform der Rochen mit jener der Notidaniden enger verbunden.

Nachdem uns also die Rochen durch ihre Embryonalzustände auf Formen mit mehr als fünf Kiementaschen verweisen und solche Formen innerhalb der Abtheilung der Haie in der That noch bestehen (Notidani), wird die pentabranchiale durch die Vergleichung als eine rückgebildete Form sich herausstellen. Ist die verminderte Kiemenzahl von der grösseren abgeleitet, so ist die letztere als den ursprünglichen Zustand repräsentirend zugleich der Charakter eines phylogenetisch niederen Verhaltens, das uns nur bei den Selachiern entgegentritt.

Dieses Verhältniss muss besonders bei der Vergleichung mit den Ganoïden in Betracht kommen, deren Kiemen mit den pentabranchialen Haien Uebereinstimmung zeigen und diese im Bestehen eines Spritzloches und einer Spritzlochkieme erhöhen.

Darmcanals der frühere, der irrespiratorische der spätere sei. Aus einer Vergleichung der Organe selbst ist wohl sehr schwer zu einer definitiven Entscheidung zu kommen. Dagegen liefern die Kiemen, sowie die Verhältnisse der Kreislaufcentren ganz bestimmte Nachweise dafür, dass die respiratorische Function der Schwimmblase, d. h. der Uebergang derselben in eine Lunge, den spätern Zustand vorstellen muss.

*) »Memoirs of the American Academy of Science and Arts« 1864. Rudimente der letzten Kiemenspalte scheinen sich in der Regel nicht zu erhalten. Um so auffallender erschien mir bei einer Raja circularis das Vorkommen unmittelbar vor dem Brustgürtel hinter der fünften Kiementaschenmündung gelegener narbenartiger Stellen von der Form geschlossener Kiemenspalten. Es ist die erste mir bekannte Andeutung einer sechsten Kiemenspalte bei erwachsenen Rochen. Da ich nachträglich von Herrn Dr. Günther erfahre, dass den im British Museum aufbewahrten Speciminis dieser Art jene von mir beobachtete Eigenthümlichkeit abgeht, so wird sie im concreten Falle als eine Hemmungsbildung zu betrachten sein.

Digitized by Google

Da aber innerhalb der Ganoïden die bei Selachiern noch bestehenden Spuren einer Mehrzahl von Kiemen verschwunden sind — auch bei fossilen ist keine Andeutung dafür bekannt —, so ist für diese Abtheilung eine noch weiter gehende Entfernung vom ursprünglichen Zustande anzuerkennen.

Das Verhalten des Kiemenapparates der Teleostier zu dem der Ganoïden (und Selachier) beruht in offenbarer Weise auf einer Reduction, und es bedarf diese ebenso wenig einer Aneinandersetzung, wie die Reduction, die bei den Dipnoï für einzelne Kiemen besteht, und die bei Chimären wenigstens im Fehlen des Spritzloches sich ausdrückt. Wir kommen also bezüglich der Kiemen zu dem Schluss, dass keine Abtheilung der in Betracht gezogenen Fische tiefer steht als die Selachier, da die bei ersteren vorhandenen Einrichtungen wohl von jenen der Selachier ableitbar sind, aber nicht umgekehrt die der Selachier von denen der Ganoïden oder Dipnoï.

Kreislauforgane. Aus der Beschaffenheit des Herzens ergibt sich für Selachier und Ganoïden kein Argument für eine Ueber- oder Unterordnung einer dieser Abtheilungen. Beide stimmen namentlich durch die mehrfachen Klappenreihen im sogenannten Bulbus arteriosus, den ich als Conus arteriosus vom Bulbus der Teleostier unterschied, überein. Da auch die Chimären sowie Ceratodus diese Einrichtung besitzen, so kann bei der bedeutenden Divergenz all' dieser Formen daraus nur auf eine ursprünglich grössere Verbreitung der Einrichtung geschlossen werden. Das Fehlen der mehrfachen Klappenreihen bei den Teleostiern steht mit der Rückbildung im Zusammenhang, welche der Conus arteriosus mit der Ausbildung des Bulbus arteriosus erleidet *). Bei den Dipnoï dagegen knüpft sich der Mangel jener Klappenreihen an die durch den Lungenkreislauf bedingte Scheidung des Arteriensystems, die doch nur als eine Differenzirung und damit höhere Stellung der gesammten Kreislauforgane sich auffassen lässt.

Urogenitalorgane. Für diesen Theil der Organisation lässt sich bei den Selachiern eine höhere Differenzirung nachweisen, da sowohl Hoden mit besonderen Ausführgängen, als auch gesonderte Oviducte bestehen. Aus dem Vorkommen eines Vas deferens kann auf eine Rückbildung der Urniere geschlossen werden, da sonst der Urnierengang in ein solches übergeht. Da aber, wie es scheint, den Ganoïden und Teleostiern eine bleibende Urniere zukommt, so ist daraus für letztere Abtheilungen ein niederer Zustand ableitbar. Dazu kommt

*) Ueber das Verhalten der Klappen im Conus arteriosus, sowie die Verschiedenheit des letzteren vom Bulbus der Teleostier finden sich ausführlichere Mittheilungen in den »Beiträgen zur vergleichenden Anatomie des Herzens«, Jenaische Zeitschrift Bd. II.

Digitized by Google

noch die Sonderung von Copulationsorganen aus einem Theile der Bauchflosse, womit auch die Chimären übereinstimmen. Was diese Organe betrifft, so dürfte der sehr verschiedene Zustand derselben in den einzelnen Abtheilungen, und namentlich die sehr geringe Ausbildung in manchen (z. B. bei den Scyllien) ihnen das bedeutende Gewicht entziehen, das man auf ihr Vorkommen legen möchte.

Bestimmter könnten die inneren Organe zu Gunsten einer höheren Stellung sprechen, doch halte ich die bezüglichen Thatsachen, namentlich die Frage nach der Urniere, für noch nicht sicher gestellt. Bei den Ganoïden scheint bestimmter ein indifferenter Zustand obzuwalten. Der Müller'sche Gang ist vom Urnierengange noch nicht völlig gesondert und fungirt als Oviduct und Samenleiter. Wie die Teleostier sich hiezu verhalten, bedarf noch der Aufklärung.

Somit wäre das Verhalten des Urogenitalsystems als noch nicht hinreichend aufgeklärt zu erachten und kann für die Beurtheilung einer höheren oder niederen Stellung keinesfalls einen Ausschlag geben. Wäre jedoch wirklich ein höherer Zustand als bei den Ganoïden gegeben (das müsste dann noch Geltung haben, wenn sich herausstellen sollte, dass die Niere der Selachier doch die Urniere ist), und ist ein solcher höherer Zustand im selbständigen Ausleiteapparat des Hodens wirklich vorhanden, so bezieht sich dieses Verhältniss eben nur auf ein Organsystem, dessen Einrichtungen die Selachier mit Chimären und den Dipnoïs theilen, so dass alle diese Formen über Ganoïden *) und Teleostier sich erheben müssten. Würden wir aber im Geschlechts-

*) Auch bezüglich der Eier und ihres Verhaltens zum Theilungsprocesse bieten die Ganoïden, soweit für sie der Befund am Acipenser massgebend sein kann, eine niedere Stufe, indem neueren Beobachtungen zufolge die Eier des Störs eine totale Durchfurchung erleiden. Ihnen stellen sich demnach die Eier der Selachier und Chimären, sowie die der Teleostier mit partieller Furchung gegenüber.

Bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse ist es von Wichtigkeit, vor Allem den Mangel eines fundamentalen Gegensatzes in Erwägung zu ziehen. Der Furchungsprocess bei Amphibien bietet für beide Extreme eine Vermittelung, indem beide Hälften des Eies sich ungleich rasch theilen und die im Zerlegungsprocesse zurückbleibende von den aus dem Theilungsproducte der anderen Hälfte entstandenen Zellen umwachsen wird.

Die partielle Furchung ist an sich kein auf einen höheren Zustand verweisender Vorgang, das beweisen die Säugethiere, sie ist vielmehr eine durch eine Differenzirung des Eies bedingte, von der Vermehrung des Dottermaterials abzuleitende Erscheinung, die überall da vorkommen kann, wo in Folge von bestimmten Anpassungen das Eivolum vergrössert wird. Sie entspricht also einer höheren Differenzirung des Eies. Dass sie auch bei Teleostiern besteht, deren Eier kein reiches Dottermaterial besitzen, spricht für eine Vererbung von einem durch grösseres Volum ausgezeichneten Zustand, der sich wohl im Zusammenhang mit zunehmender Massenproductien rückbildete.

Digitized by Google

apparat das ausschliessliche Kriterium für die Stellung der Selachier erkennen, so bliebe unter den erwähnten Voraussetzungen kein Zweifel, dieselben aus Formen abzuleiten, welche mit den Ganoïden übereinstimmten. Die Ganoïden wären die tiefer stehende, die Selachier die höhere Form.

Aus der vorstehenden vergleichenden Prüfung der einzelnen Organsysteme der Selachier ergab sich ein verschiedenes Verhalten des Ausbildungsgrades. In einem Theil der Organe fanden wir die Selachier auf einer niederen, weit indifferenteren Stufe, das galt für das Integument, für das gesammte Skelet in seinen wesentlichsten Theilen, dann auch für das Ende des Darmrohres, dann für die Athmungsorgane, für das Nervensystem. Ein anderer Theil der Organe konnte als mit jenen der Ganoïden auf gleicher Höhe stehend betrachtet werden; die Circulationsorgane fanden sich in diesem Falle. Endlich war in der Differenzirung der Geschlechtsorgane die Möglichkeit eines höheren Zustandes zugegeben, der mit den Chimären und Dipnoï getheilt wird. In der Mehrzahl der Organe stellen sich also die Selachier auf eine niedere Stufe, indem der bezügliche Theil der Organisation sich innerhalb jener anderen Abtheilungen in solchen Modificationen vorfindet, die wohl von den bei Selachiern bestehenden Einrichtungen abgeleitet, nicht aber als die Grundlage für die Selachier angesehen werden können. So kann z. B. das Brustflossenskelet der Ganoïden als aus einer Reduction jenes der Selachier entstanden gedacht werden, nicht aber kann man das der Letzteren etwa aus einer Weiterbildung des Flossenskeletes der Ganoïden sich vorstellen, denn dann würde der rudimentärste Zustand jenes Skeletes, wie er bei den Teleostiern sich findet, an den Ausgangspunkt gestellt werden, und eine selbst in allen Einzelheiten als Rückbildung sich charakterisirende Einrichtung käme von dem ihr gebührenden Endplatze an den Anfang einer Differenzirungsreihe. Ein noch deutlicheres Beispiel liefert das Cranium, das wir im Primordialcranium höherer Wirbelthiere als eine Wiederholung des persistirenden Knorpelschädels der Selachier treffen, und das wir in seiner vergänglichen Form nur als ein Erbstück von einem dem der Selachier ähnlichen Organisationszustande beurtheilen können, da es doch unmöglich ist, es mit einer Rückbildung aus einem ursprünglich knöchernen Zustande entstanden anzusehen.

Wenn der Charakter der Gesammtorganisation aus dem Verhalten der Organe bestimmt wird*), so gibt sich in der Organisation der Selachier ein

*) Dass man für die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Beziehungen und davon abgeleitet der systematischen Stellung die Gesammtorganisation, in dieser wieder die Mehrzahl der Organsysteme in Betracht zu nehmen hat und nicht ausschliesslich ein einzelnes Organsystem, ist heute wohl zweifellos. Die Unzulänglichkeit derartiger Versuche ist längst erwiesen, und wollte

Digitized by Google

phylogenetisch niederer Zustand zu erkennen, da die Mehrzahl der Organe in den übrigen in Frage stehenden Abtheilungen, sei es durch Sonderung, sei es durch Reduction, weiter gebildet erscheint und in andere Zustände übergeführt ist, die insofern als höhere bezeichnet werden können, als ihnen bei den Selachiern bleibende Einrichtungen vorübergehend zu Grunde liegen. Die Selachier stehen damit noch nahe dem Anfange einer Reihe von Differenzirungen, die sich in divergenter Richtung viel weiter von jenem Punkte entfernt haben. Bezeichnet man jenen Zustand als Ur- oder Stammform, so werden wir in den Selachiern Organismen erkennen müssen, in denen sich weit minder umgebildet und dadurch verändert die Organisation der Urform vollständiger fortgesetzt hat, als in den anderen, welche gleichfalls von jener Stammform sich herleiten.

Auf diese Deductionen gründe ich die niedere Stellung der Selachier im Vergleiche zu den lebenden Ganoïden und Teleostiern, ferner zu den Dipnoï wie den Chimären. Diese alle verweisen uns bezüglich der Phylogenie auf Formzustände, die jenen der heute lebenden Selachier ähnlich sein mussten. Dass aber diese Selachier, wenn auch im Besitz eines grossen Erbtheils der Organisation jener Stammform, doch nicht in Allem jenes Erbtheil unverändert bewahrt haben, das geht am klarsten schon aus der innerhalb der Abtheilung der Selachier erscheinenden Verschiedenheit der Organisation hervor, und ebenso zeigt es sich an den einzelnen Organsystemen, von denen sehr viele Eigenthümlichkeiten besitzen, die entweder nur noch in einigen der verwandten Abtheilungen sich wieder finden, oder nur auf die Selachier selbst beschränkt sind.

Wie den übrigen gnathostomen Fischen gegenüber, stellen sich die Selachier auch für die höheren Wirbelthiere auf eine tiefere Stufe, in demselben Maasse, als jene im Vergleiche zu den Fischen höher organisirt sind.

Noch bleibt ein auf paläontologische Gründe sich stützender Einwand zu erwähnen, der nämlich, dass keine für das doch nothwendig vorauszusetzende höhere Alter der Selachier sprechende Thatsache bekannt ist, dass vielmehr Reste von Selachiern mit solchen von Ganoïden gleichzeitig erscheinen. Dem habe ich nur noch Eines entgegen zu halten: die Unvollkommenheit der paläontologischen Zeugnisse, die wohl nach der positiven, nicht aber nach der negativen Seite hin beweisende Kraft haben können. So lange nicht jede Wahrscheinlichkeit der Entdeckung noch älterer Reste von Selachiern ausgeschlossen

---

man solche von Neuem beginnen, so böte sich doch nur im Urogenitalsystem ein Anhaltepunkt für eine höhere Stellung der Selachier dar, gegen welche dann consequenterweise sämmtliche Amphibien eine tiefere und damit untergeordnetere Stufe einnehmen müssten, womit dieses Verfahren sich selbst gerichtet hätte.

Digitized by Google

ist, wird die systematische Stellung der Selachier ihre Begründung ausschliesslich aus der vergleichenden Beurtheilung der Organisation der lebenden Formen zu nehmen haben, und daraus ergibt sich eben jene Auffassung, der in diesen Blättern das Wort gesprochen ward.

Uebersicht des untersuchten Materials.

Die auf das gesammte Kopfskelet, Schädel und Visceralskelet, untersuchten Selachier umfassen folgende Gattungen und Arten:

A. Haie.

1. **Hexanchus griseus.** *Raf.*
2. **Heptanchus cinereus.** *Raf.*
3. **Scymnus lichia.** *Bonap.*
4. **Acanthias vulgaris.** *Risso.*
5. **Spinax niger.** *Bonap.*
6. **Centrophorus calceus.** *Lowe.*
7. - - **granulosus.** *M. H.*
8. **Cestracion Philippi.** *Cuv.*
9. **Prionodon glaucus.** *Cuv.*
10. - **melanopterus.** *Quoy* u. *Gaim.*
11. **Sphyrna zygaena.** *Raf.*
12. **Galeus canis.** *Rond.*
13. **Galeus.** (?)
14. **Mustelus vulgaris.** *M. H.*
15. **Scyllium canicula.** *Cuv.*
16. - **catulus.** *Cuv.*
17. **Pristiurus melanostomus.** *Bonap.*
18. **Squatina vulgaris.** *Risso.*

B. Rochen.

19. **Pristis cuspidatus.** *Lath.*
20. **Rhynchobatus laevis.** *M. H.*
21. **Raja.** *Sp.* (?)
22. - **vomer.** *Fries.*
23. - **Schultzii.** *M. H.*
24. - **clavata.** *Rond.*

Digitized by Google

25. **Trygon pastinaca.** *L.*
26. - **tuberculata.** *Lacip.*
27. **Myliobatis aquila.** *Risso.*
28. **Torpedo marmorata.** *Risso.*
29. - **oculata.** *Bel.*

Zu 1 u. 2. Von beiden Notidaniden standen mir je mehrere Exemplare zu Gebote. Von Hexanchus auch Embryonen aus späten Stadien.

Zu 3. Ausser Embryonen aus einem späteren Stadium habe ich noch ein 35 Cm. langes junges Exemplar zur Untersuchung gehabt. Diese Exemplare stammten aus dem Mittelmeer. In den wesentlichen Punkten fand ich Uebereinstimmungen mit einem anderen grossen Exemplare von Scymnus.

Ein 88 Cm. langes Exemplar von Scymnus erhielt ich von der Häckel'schen Reise nach den Canarischen Inseln. Von Scymnus lichia unterscheidet es sich durch 21 Zähne im Unterkiefer. Nur eine Zahnreihe ist aufgerichtet. Schwanzflosse mit sehr deutlichem unterem Lappen, der durch einen tiefen bogenförmigen Ausschnitt vom oberen längeren sich absetzt. Im Uebrigen bestand völlige Uebereinstimmung mit der in Müller und Henle's Werk gegebenen Diagnose, mit der ich auch meine Mittelmeer-Exemplare in Uebereinstimmung finde. Da die von Scymnus lichia bekannten Darstellungen des Kopfskeletes mit dem Canarischen Scymnus im Wesentlichen übereinkommen, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass letzterer auf S. lichia wird bezogen werden können, jedenfalls wage ich nicht, den Canarischen Scymnus nach dem einzigen mir vorliegenden Exemplare auf eine neue Art zu beziehen, um so mehr, als Günther die bekannten Species sämmtlich in eine zusammenfasst.

Zu 4. Die Untersuchung des Craniums und des Visceralskeletes wurde an mehreren Exemplaren vorgenommen. Eine, frühere Stadien von Embryonen umfassende Sammlung, welche ich der Freundlichkeit des Hrn. Dr. H. Fol aus Genf zu danken habe, erlaubte mir auch auf die Entwickelung des Kopfskeletes einzugehen.

Zu 6. Das untersuchte Exemplar von Centrophorus calceus war von den Canarischen Inseln. Eine Beschreibung des Brustflossenskeletes desselben Exemplares gab ich in meinem Aufsatze über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere, Jen. Zeitschr. Bd. V, S. 397. Günther (»Catalogue of Fishes« VIII, S. 423) hat die Identität mit C. crepidalbus Bocage und Capello dargethan, unter welchem Namen ich die Species früher aufgeführt hatte.

Zu 8. Die Skelete der Vorder- und Hintergliedmassen desselben Exemplares sind von mir gleichfalls untersucht worden. Die Beschreibung findet sich für die Vordergliedmassen im zweiten Hefte meiner Untersuchungen für die Hintergliedmassen in der Jen. Zeitschr. Bd. V.

Zu 13. Eine ganz genaue Bestimmung der Gattung und Art dieses aus dem Mittelmeer stammenden Hales war mir nicht ausführbar, da ich nur den Kopf desselben und auch diesen in nicht ganz vollständiger Erhaltung zur Disposition hatte. Ganz vollständig war nur das Cranium, von dem ich einige Abbildungen gebe. In dem Vorhandensein von Spritzlöchern und einer Nickhaut, sowie im Gebisse und im Detailverhalten des Craniums besteht grosse Uebereinstimmung mit Galeus canis (No. 12). Es wird daher gerechtfertigt sein, das bezügliche Object als Galeus aufzuführen.

Zu 19. Das zur Untersuchung benutzte Exemplar gehörte den als Pr. semisagittatus Cant. beschriebenen jüngeren Formen an. Vergl. Günther, Catalogue VIII, S. 439.

Digitized by Google

Zu 20. Die früher von demselben Exemplare von Rhynchobatus laevis untersuchten Gliedmassenskelete sind unter dem älteren Gattungsnamen Rhinobatus laevis Bl. Sch. von mir aufgeführt worden. Günther hat die Species neuerdings mit Rhynchobatus djeddensis vereinigt.

Zu 21. Ein sehr grosses Exemplar einer aus dem Mittelmeer stammenden Raja konnte nicht sicher bestimmt werden, da mir nur der Kopf mit dem Rumpfe ohne Flossen zugekommen war. Es gehörte den langschnauzigen Formen an, vielleicht R. batis, mit welchem die meiste Uebereinstimmung sich ergab. Wo ich im Texte Raja aufführe, bezieht sich das auf dieses Exemplar, welches übrigens von den anderen untersuchten Arten bezüglich des Kopfskeletes nur geringe Verschiedenheiten zeigt.

Zu 25. Wo die Art nicht besonders erwähnt ist, beziehen sich alle Angaben von Trygon auf T. pastinaca.

Zu 28. Von T. marmorata hatte ich Exemplare aus dem Mittelmeer, sowie ein Exemplar von den Canarischen Inseln zur Verfügung. Das letztere war von ziemlicher Grösse, wie aus den Abbildungen des Kopfskeletes zu ersehen ist, die sich auf dieses Canarische Exemplar beziehen. Die Vergleichung des letzteren mit den ersteren bestätigte zugleich die Nothwendigkeit der von Günther (Op. cit., S. 450) vollzogenen Vereinigung der Torpedo trepidans Val. mit T. marmorata, welche ich, so lange mir das Kopfskelet von T. marmorata nur aus der Henle'schen Darstellung („Ueber Narcine" Berlin, 1834, Taf. IV) bekannt war, beanstandet hatte. Die an Mittelmeer-Exemplaren vorgenommene Untersuchung belehrte mich von der Unvollständigkeit des Rostrums und der Schädelflossen-Knorpel in der Henle'schen Darstellung, und erwies auch darin die Uebereinstimmung mit dem Canarischen Exemplare.

Die bezüglichen Präparate von sämmtlichen aufgeführten Selachiern befinden sich in der hiesigen Grossherzogl. anatomischen Sammlung.

Digitized by Google

Erste Abtheilung.

Untersuchung und Vergleichung.

Das Kopfskelet der Selachier scheidet sich in zwei unter einander nur lose verbundene Theile: die als knorpeliges Continuum sich darstellende Schädelkapsel oder das Cranium, welches das Gehirn umschliesst, und das den Eingang in den Tractus intestinalis umziehende, zum Theil die Kiemen tragende Bogengerüste, das sogenannte Visceralskelet. Wenn auch die Verbindung dieser beiden Theile mehrfach im Verlaufe dieser Arbeit nachgewiesen werden kann und für einen ursprünglichen engeren Zusammenhang nicht wenige Belege vorgeführt werden, so erfordert doch die genauere Untersuchung eine getrennte Behandlung.

Erster Abschnitt.

Vom Cranium.

Die frühesten Formzustände des Craniums der Selachier bieten Einrichtungen, die mit denen anderer Fische, man wird vielleicht sagen dürfen der übrigen cranioten Wirbelthiere, im Einklange stehen. Die Anlage des Craniums erfolgt in engem Anschlusse an den zum Gehirn differenzirten Abschnitt des centralen Nervensystems. Der dem knorpeligen vorausgehende sogenannte »häutige« Zustand des Craniums erweist sich aus einer indifferenten Gewebsschicht bestehend, deren Oberfläche gegen die als Cutis sich sondernde Schicht kaum zu trennen ist. Den basalen Theil durchzieht die Chorda dorsalis, welche von dichteren Zellenmassen umschlossen wird und mit ihrem dünnen ausgezogenen Ende einen ventralwärts gekrümmten Haken (Taf. XXI, Fig. 4, *ch*) bildet. Solches finde ich bei 15—35 Mm. langen Embryonen von Acanthias.

Digitized by Google

Der das Chorda-Ende aufnehmende Theil der Basis dieses primitiven Craniums bildet einen bedeutenden Vorsprung (vergl. Taf. XXI, Fig. 3, 4, 5), den sogenannten mittleren Schädelbalken Rathke's, um welchen das Gehirn vom Rücken her nach vorn sich herum krümmt, derart, dass der vordere Theil des Vorsprungs dem Zwischenhirn, theilweise auch noch dem Mittelhirn entspricht, während weiter nach vorn zu und zugleich unterhalb einer Linie, die man in die Fortsetzung der Chorda sich gezogen denkt, das Vorderhirn lagert, und die dem Zwischenhirn entsprechende ventrale Ausbuchtung des dritten Ventrikels, von welcher das Infundibulum durch seine rückwärts gerichtete Stellung sich auszeichnet. Die beide Theile des Gehirns von unten her umschliessenden Schichten begrenzen zugleich den Eingang zur Mundhöhle, gegen welche — den Körper in horizontaler Lage gedacht — die vordere und untere Fläche des Kopfes schräg nach hinten emporsteigt.

Diese bedeutende, ventral gerichtete Krümmung des Kopfes, dessen Höhe durch die vom Mittelhirn gebildete Protuberanz gebildet wird, trifft ziemlich mit der Darstellung Leydig's*) von einem, wie es scheint, jüngeren Embryo von Acanthias zusammen, wobei jedoch die dort angegebene »knopfförmige Anschwellung« der Chorda von mir nicht bestätigt werden kann. Mehr noch stimmt die Form des Kopfes mit sehr frühen Stadien von Raja, deren Kenntniss wir Wyman verdanken, überein.

Die Entstehung des knorpeligen Craniums beginnt an dem von der Chorda durchsetzten Abschnitte des Schädels. Die ansehnlichen, besonders zu beiden Seiten der Chorda gelagerten Zellenmassen lassen eine Intercellularsubstanz entstehen, und dieser Process setzt sich allmählich auf die seitlichen Theile fort. Die anfänglich bei der ersten Differenzirung des Knorpels von demselben nur seitlich umlagerte Chorda wird allmählich auch oben und unten von diesem Gewebe eingeschlossen. Die Intercellularsubstanz ist aber noch ausserordentlich spärlich; ehe sie reicher wird, beginnt die Sonderung der die Chorda, resp. ihre Scheide, direct umschliessenden Schicht von dem übrigen Knorpelgewebe der Schädelbasis und führt zur Herstellung einer skeletogenen Chordascheide, über deren Verhalten zum Cranium ich weiter unten berichten werde. (S. das Capitel über das Verhalten der Chorda zum Cranium.)

Mit dem Anfange der Chondrificirung ändert sich der die Gesichtsbeuge darstellende Winkel, indem die Basis cranii sich auszugleichen beginnt (vergl. Fig. 3 und Fig. 4 auf Taf. XXI). Dabei differenzirt sich im mittleren Schädel-

*) »Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie« Leipzig. 1852.

Digitized by Google

balken die Sattellehne, über welche das vordere Ende der Chorda sich hinweg legt, so dass der hakenförmig gekrümmte Theil den Knorpel der Lehne umfassend unterhalb des Perichondriums zu liegen kommt. Die Chorda wird also dicht hinter dem Vorsprung der Lehne nicht mehr allseitig von Knorpel umschlossen, sondern nimmt daselbst eine oberflächliche Lage ein. Ueber dieses Verhalten gibt W. Müller *) eine sehr genaue Darstellung, auf welche auch bezüglich der Differenzirungen der in die Sattelgrube eingebetteten Theile des Gehirns verwiesen werden muss. So bildet sich zuerst der knorpelige Basaltheil des hinteren Schädelabschnittes, welcher am vorderen Ende der Chorda in die Sattellehne ausläuft. In unmittelbarem Zusammenhange hiemit geht die Knorpelbildung jederseits in einem besonderen Streifen vorwärts. Diese folgen der Grenze der das Infundibulum aufnehmenden Grube, um sich später unterhalb des Vorderhirns zu vereinigen. Es sind die beiden seitlichen Schädelbalken Rathke's, welche in einem späteren Stadium eine vordere mediane Platte bilden. An Embryonen von 20 Mm. Länge traf sich die vordere Knorpelplatte kaum unterscheidbar, dagegen liessen solche von 30 Mm. Länge sie auf Querschnitten bereits wahrnehmen. Von einem älteren Embryo ward dieser Knorpelzustand des Craniums zuerst von Leydig dargestellt, der zugleich spätere Stadien daran anschloss.

Was das Verhalten der Anlage des Knorpelcraniums zu dem Labyrinthe betrifft, so war letzteres in dem frühesten von mir untersuchten Stadium bereits so weit differenzirt, dass die Bogengänge sich als taschenförmige Ausbuchtungen des gemeinsamen Raumes erkennen liessen (vergl. Taf. XXII, Fig. 1 *B*). Mit dem Beginne der Knorpelbildung wird zuerst die äussere Labyrinthwand knorpelig, in Zusammenhang mit dem Basalknorpel, der von der Chorda her um das Labyrinth herum nach der Seite und dann aufwärts sich ausdehnt. Von da erstreckt sich die Knorpelbildung in die zwischen die Bogengänge und den Vorhof einragenden indifferenten Gewebstheile, und erst, nachdem so von aussen her das Labyrinth eine knorpelige Wandung empfing, tritt die Knorpelbildung

*) Jenaische Zeitschrift Bd. VI, S. 361. — Wenn W. Müller in diesem Aufsatze es als einen Beobachtungsfehler Kölliker's aufführt, dass derselbe das Chorda-Ende der Hai-Embryonen nach oben umgebogen sein lasse, so beruht das auf einem Missverständniss, denn Kölliker hat weder das Bezügliche an Hai-Embryonen untersucht, noch meint er das über die Sattellehne gekrümmte Ende der Chorda, welches Müller und ich gesehen. Offenbar ist Müller zu jener Auffassung durch den von Kölliker gebrauchten unstatthaften Ausdruck, das Chorda-Ende sei »nach oben umgebogen«, verleitet worden, womit Kölliker in der That eine Aufwärts- und Rückwärtskrümmung bezeichnete, die er gar nicht im Sinne haben, wenigstens nicht gesehen haben konnte.

Digitized by Google

auf die mediale Wand über. Es ist also hier in dem temporär an der Schädelhöhlenfläche bestehenden membranösen Abschlusse des Labyrinthes ein Zustand vorübergehend vorhanden, der bei Teleostiern, sowie einem Theile der Ganoïden andauert und in dem Mangel eines knorpeligen Abschlusses der medianen Labyrinthwand sich ausspricht *).

An älteren Embryonen (von 4 Cm. Länge) vollzieht sich der Abschluss der medialen Labyrinthwand, indem das Knorpelgewebe sich allmählich aufwärts differenzirt und um den von der Parietalregion herabragenden Canal des Recessus Labyrinthi mit dem von aussen her um das Labyrinth herum entstandenen Knorpelgewebe zusammentrifft. Ganz zuletzt scheint der Abschluss der Knorpelkapsel an der Schädeldecke zu Stande zu kommen. Die hieher bezüglichen Stadien lagen mir nicht vor.

Die Anlage des Knorpelcraniums erfolgt also wie jene der Wirbel um die Chorda, oder vielmehr zur Seite derselben, und verhält sich in ihrer weiteren Differenzirung aufwärtsschreitend wie die Anlage der knorpeligen oberen Bogen. Wenn man in der lateralen Lage des ersten Knorpelgewebes eine Verschiedenheit von den mehr auf der oberen Circumferenz der Chorda sich haltenden oberen Bogen der Wirbel erkennen will, so darf hiebei die an der Wirbelsäule bestehende Concurrenz mit unteren Bogen nicht übersehen werden, die am cranialen Abschnitt der Chorda wahrscheinlich durch die bereits vererbte Ablösung der dazu gehörigen unteren Bogen (Visceralskelet) ausgeschlossen ward.

In zweiter Reihe ist dann hervorzuheben, dass der vordere Abschnitt des Craniums erst nach aufgetretener Chondrificirung der hinteren Basalregion in Knorpel übergeführt wird, und zwar in zwei vorn zusammenfliessenden Streifen, welche terminal die Grundlage des ethmoidalen Abschnittes des Craniums abgeben und von dem hinteren Abschnitte aus ihre Entstehung nehmen.

Mit der Umschliessung des Labyrinthes ist am hinteren Abschnitte des Craniums ein neuer Theil gebildet, sowie auch der vordere Abschnitt mit dem Entstehen des die Nasengruben aufnehmenden Knorpels in neue Regionen zer-

*) Wenn man in diesem Verhalten einen von dem Befunde bei den Teleostiern sich ableitenden Zustand sehen wollte, so wäre das unrichtig, da eben der weitere Verlauf zu einem Abschlusse der Labyrinthwand führt, wie er auch bei den höheren Wirbelthieren zu Stande kommt. Indem also die Selachier in der Schädelbildung das Stadium enthalten, welches bei Ganoïden (mit Ausschluss der Störe) und Teleostiern persistent wird, indem sie ferner dieses Stadium weiterführen und in den höheren Wirbelthieren zukommenden Befund ausbilden, geben sie sich recht als eine palaeontologisch tief stehende Abtheilung zu erkennen.

Digitized by Google

legt wird. Von diesen ist der zwischen beiden Augäpfeln befindliche Theil des Craniums an die durch die Bulbi bedingten Verhältnisse angepasst.

Diese Ungleichartigkeit der einzelnen am Cranium unterscheidbaren Abschnitte führt zu einer Sonderung in einzelne Regionen, die bei ihrer Beständigkeit innerhalb aller von mir untersuchten Abtheilungen der Selachier, ferner bei der Möglichkeit einer ziemlich genauen Umgrenzung für die Besprechung einzelner Punkte engere Rahmen abgeben. Ich unterscheide so als Occipital-Region den mit der Wirbelsäule sich verbindenden Theil des Craniums; daran schliesst sich die Labyrinth-Region und an diese die Orbital-Region. Mit der Ethmoidal-Region schliesst dann das Cranium nach vorn zu ab. Schädeloberfläche und Basis werden am zweckmässigsten mit den einzelnen Regionen betrachtet, dagegen erfordert das Cavum cranii, soweit Einzelnes davon nicht anderwärts zu berücksichtigen war, im Ganzen eine gesonderte Prüfung.

1. *Occipital-Region.*

Während die hintere Grenze dieser Region durch die dem Schädel angefügte Wirbelsäule sich in den meisten Formen selbst bestimmt und somit als dem Ende des Craniums entsprechend sich herausstellt, muss für die vordere Grenze erst eine bestimmte Stelle gesucht werden. Ich nehme dafür die Austrittsöffnung des Nervus vagus an, derart, dass der dicht vor derselben gelegene Abschnitt bereits zur Labyrinth-Region gehört.

Aus dem Anschlusse der Occipital-Region an die Wirbelsäule ergeben sich für erstere Beziehungen, welche die hintere Grenze der Occipital-Region nicht immer leicht erkennen lassen. Solche Befunde treffen sich bei den Notidaniden, deren Occipital-Region sich gegen die Wirbelsäule zu anszieht und so schon ohne genauere Prüfung als ein Vermittelungsstück zwischen beiderlei Theilen des Axenskeletes erscheint. Am meisten ist dieses Verhalten bei Hexanchus (vergl. Taf. VII, Fig. 2; Taf. I, Fig. 2) entwickelt. Der Knorpel der Wirbelsäule setzt sich von der Chorda her ohne Grenze in die Schädelbasis fort, und der Bogen des ersten Wirbels (*w*) reiht sich eng an die Circumferenz des Foramen occipitale, mit der er in bedeutender Dicke durch eine dünne Bindegewebslage verbunden ist. Auf Taf. IV ist in Fig. 2 dieses Verhältniss deutlich sichtbar. Besonders bemerkenswerth war in einem Falle die gänzliche Verschmelzung der einen Bogenhälfte mit der Occipital-Region, während die andere Hälfte die Trennungslinie aufwies. Dieses Verhältniss der Verbindung des Craniums mit der Wirbelsäule ist in ähnlicher Weise noch bei Heptanchus (Taf. I, Fig. 1) vorhanden, allein minder ausgeprägt. Der

Digitized by Google

erste Wirbelkörper ist schärfer von der Basis des Hinterhauptstheiles getrennt, und der erste Bogen setzt sich nur mit einer schmalen Fläche an den Umfang des Foramen occipitale. Während bei Hexanchus die Ebene des Foramen occipitale schräg von oben nach vorn und abwärts gerichtet ist, steht sie bei Heptanchus senkrecht, und bei den übrigen Haien ist sie schräg von oben nach hinten und abwärts gelagert, so dass fast immer das Hinterhauptsloch bei der dorsalen Schädelansicht sichtbar wird (vergl. Taf. VII u. VIII). Zugleich kommt es bei diesen zu einer secundären Verbindung.

Bei Centrophorus calceus finde ich den basalen Theil der Occipital-Region ziemlich stark nach hinten ausgezogen, aber den ersten Wirbelkörper vom Basalstück des Craniums getrennt. Der Bogentheil verhält sich dagegen wie bei den Notidaniden, und steht durch ein Intercalarstück mit dem Umkreise des Foramen magnum in engem Zusammenhange. Centrophorus granulosus entbehrt der Verlängerung der occipitalen Basis, dagegen ist hier, dann bei Acanthias, ebenso bei Cestracion seitlich von der durch die Chorda eingenommenen Vertiefung an der Hinterfläche der Basis cranii ein Fortsatz entwickelt, der gegen einen vom ersten Wirbelkörper ausgehenden Fortsatz sich eng anlagert und mit ihm durch Bindegewebe zusammenhängt. Ausser der medianen Occipito-Vertebralverbindung hat sich somit noch eine laterale entwickelt, die bei Scymnus, Galeus, Sphyrna, Mustelus und Scyllium sogar eine grössere Ausdehnung gewinnt (vergl. Taf. VII, Figg. 3, 4, 5; Taf. VIII, Figg. 3, 5; Taf. IX, Fig. 4 *op*).

Der erste Zustand dieser secundären Verbindung kann noch nicht als Gelenk bezeichnet werden, aber er führt zur Articulation. Bei Scymnus, wo beide an einander gelagerte Flächen, die occipitale und die vertebrale, noch eben sind, finde ich eine Continuitätstrennung. Zwischen beiden Flächen besteht ein Hohlraum, der als Gelenkhöhle angesehen werden kann. Dieses Verhältniss hat sich bei den Rochen weiter gebildet. Die mediane Occipito-Vertebralverbindung hat sich bedeutend modificirt, und der erste Wirbelkörper stösst nicht mehr unmittelbar an die Basis cranii, welche letztere in ihrem Occipitaltheil sich beträchtlich verdünnt hat. Die Verbindung mit dem medianen Theil des ersten Wirbelkörpers kommt bloss durch ein Ligament zu Stande, in welches auch die hier rückgebildete Chorda dorsalis eingeht*). Die Lateralfortsätze sind dagegen bedeutender entfaltet und stellen Gelenkköpfe vor. Bei Raja sind sie in die Quere ausgezogen (vergl. Taf. XIV, Fig. 4 *oc*) und laufen seitlich auf einen Vorsprung (*op*) aus, der an seinem Ende nicht mehr von der

*) Das Verhältniss ist ähnlich wie am sogenannten Ligamentum suspensorium dentis des Epistropheus der Säugethiere

Digitized by Google

Gelenkfläche bedeckt wird. In letzterem Theile besteht also noch ein Stück des unveränderten Occipitalfortsatzes, dessen grösserer Theil in die Condylusbildung einging. In der Form und Richtung der Gelenkfläche ist ein Uebergang zu dem Verhalten bei Scymnus zu erkennen; die dort plane Fläche ist aber bei Raja zu einer fast sattelförmigen umgebildet. Während bei Trygon und Raja, auch bei Rhynchobatus, die Lagerung dieses Gelenkkopfes noch mit jener des den Haien zukommenden Fortsatzes übereinstimmt, finden sich bei Torpedo fernere Veränderungen, indem der ganze seitliche Fortsatz von einem Gelenkkopf gebildet wird, dessen grösste Ausdehnung senkrecht verläuft. Damit tritt der Gelenkkopf in grösserem Maasse in Begrenzung des Foramen magnum. Die senkrechte Ausdehnung des Condylus occipitalis bei Trygon hat einige Aehnlichkeit mit dem bei Pristis vorkommenden Befunde, womit jedoch nicht gesagt sein soll, dass letzterer von ersterem abzuleiten sei. Die ganze laterale Umgrenzung des Foramen occipitale wird bei Pristis von einem halbmondförmigen ziemlich flachen Gelenkkopfe (Taf. XIV, Fig. 5 *oc*) gebildet. Die unteren Theile der beiden Condylen treten fast in der Medianlinie zusammen. Die oberen sind durch einen scharf einspringenden Ausschnitt von einander getrennt. Der Umfang dieser beiden das Hinterhauptsloch umziehenden Stücke ist nur wenig geringer als der Umfang des nächst anschliessenden Theiles der Labyrinth-Region. In der Ausdehnung der hier bestehenden Gelenkflächen ergibt sich das höchste Maass, und somit besitzt Pristis das Extrem einer Bildung, die erst innerhalb der Haie entstand und damit bei den Selachiern in einem von keiner anderen Wirbelthierabtheilung erreichten Grade Abänderungen darbietet. In dieser ausgesprochenen Articulation des Craniums sieht man also eine ganz allmählich sich hervorbildende Einrichtung. Sie ist durch den erwähnten Fortsatz schon bei solchen Gattungen angelegt, wo noch keine Beweglichkeit des Craniums besteht, wo vielmehr in der ganzen Bildung des Lateralfortsatzes eine die Unbeweglichkeit der Verbindung des Craniums mit der Wirbelsäule bedingende Einrichtung sich zu erkennen gibt.

Mit dieser Veränderung der Verbindungsweise des Craniums ist auch eine Umgestaltung der gesammten Occipital-Region entstanden, die nicht mehr den bei den Notidaniden deutlichen Vorsprung am Cranium bildet. Eine mediane Erhebung, Crista occipitalis, besteht noch bei den Notidaniden, mehr bei Heptanchus (Taf. VII, Fig. 2 *co*) als bei Hexanchus (Fig. 3) und zieht sich, nach vorn emporsteigend, bis zu der Grube, in deren Grund die zum Labyrinth führenden Oeffnungen (Parietallöcher) liegen. Die Grube will ich als Parietalgrube unterscheiden. Ich betrachte sie als vordere obere Grenze der Occipital-Region. Die Crista occipitalis finde ich noch bei Centrophorus calceus (Taf. VIII, Fig. 1 *co*)

Digitized by Google

und bei Acanthias (Taf. VII, Fig. 4 *co*), weniger bei Centrophorus granulosus und Scymnus ausgeprägt. Bei Prionodon besteht sie noch sehr schwach und bei Mustelus, Galeus und Scyllium bildet nur der dicht über dem Foramen magnum gelegene Theil eine Erhebung, indess sie bei Cestracion als ein kleiner Höcker an der steil abschüssigen Occipitalfläche dicht hinter der Fossa parietalis erscheint. Sie fehlt bei Sphyrna und Spinax. Bei den Rochen ist jede Spur davon verschwunden.

Verfolgt man die Crista occipitalis bei den Notidaniden nach hinten, so gelangt man in einer Flucht auf die Dornfortsätze der oberen Bogen der Wirbelsäule, und es wird nahe gelegt, in der Crista eine diesen medianen Erhebungen der Wirbelsäule gleichartige Bildung zu sehen. In demselben Maasse, als die Crista sich rückbildet, geht auch das mit der Wirbelsäule Uebereinstimmende der Occipital-Region verloren.

Ein anderes, wichtige Modificationen darbietendes Verhalten betrifft den seitlichen Theil der Occipital-Region. Die Notidaniden besitzen hier an einer schräg von vorn nach hinten ziehenden Fläche eine tiefe Furche, welche genau unterhalb der Austrittsstelle des N. vagus beginnt und in etwas medialer Richtung schräg nach hinten und aufwärts zieht. An der Wirbelsäule läuft dieselbe Furche an die Basis der Bogenstücke und setzt sich dort breiter und flacher fort. Unter ihr springt eine Leiste vor, welche von der Wirbelsäule etwa da, wo weiter nach hinten die rippentragenden Querfortsätze lagern, nach aussen tritt. Diese Leiste setzt sich continuirlich auf das Cranium fort und ist bis zum vorderen Ende der vorerwähnten Furche am Beginn der Labyrinth-Region unterscheidbar, wo sie in die Ebene der Basis cranii ausläuft. Diese Beschreibung bezieht sich speciell auf Hexanchus; bei Heptanchus ist die Leiste und damit auch die durch sie von unten her abgegrenzte Furche sehr wenig ausgeprägt. Annähernd ist dieser Befund auch bei Centrophorus calceus noch zu erkennen, bei den übrigen Selachiern dagegen bestehen kaum wahrnehmbare Spuren davon.

In dem Grunde dieser Occipitalfurche finde ich bei Hexanchus die Ausmündungen von fünf feinen Canälen, die innerhalb der Schädelhöhle ihren Anfang nehmen. Die Oeffnungen liegen in einer Linie, ihre Abstände wachsen nach hinten zu. In gleicher Höhe mit dem letzten dieser Löcher liegt im Bogen des ersten Wirbels die Austrittsstelle der vorderen (unteren) Wurzel des ersten Spinalnerven (Taf. I, Fig. 2 *u*). Der Abstand dieser Oeffnung von der letzten am Cranium befindlichen ist dem Abstande der beiden letzten Cranialöffnungen proportional. Die fraglichen Oeffnungen am Cranium sind die Austrittsstellen der vorderen (unteren) Vaguswurzeln. Wenigstens drei bis vier der-

Digitized by Google

selben müssen dafür gelten (vergl. meine Abhandlung in der Jenaischen Zeitschrift, Bd. VI, S. 497).

In jenen Oeffnungen ergibt sich somit nicht blos aus ihrer Lagerung, sondern auch bezüglich der durchtretenden Theile eine Wiederholung des Verhaltens an der Wirbelsäule, welche Erscheinung so wird aufgefasst werden können, dass man jene Löcher den Austrittsstellen unterer Wurzeln von Spinalnerven für gleichwerthig hält. Bemerkenswerth ist noch, dass über der letzten dieser Cranialöffnungen noch eine andere Oeffnung liegt, in gleicher Höhe mit dem Foramen pro vago und der Austrittsstelle der oberen (hinteren) Wurzel des ersten Spinalnerven. Das hier sich öffnende Canälchen beginnt immer in ziemlicher Entfernung von dem Hinterhauptsloche, kommt aber aussen dicht an der Verbindung mit dem ersten Wirbelbogen zum Vorschein. Es bleibt nur fraglich, ob ein Nerv durch dasselbe hindurchtritt. An dem zur Untersuchung der Kopfnerven dienenden Exemplare von Hexanchus habe ich nichts hieher Bezügliches wahrgenommen.

Die Mündungen der unteren Canälchen bestehen auch bei Heptanchus, aber nur zu dreien Taf. I, Fig. 1 *vg*. Ein viertes liegt zwischen dem Cranium und dem ersten oberen Bogen der Wirbelsäule, an der Circumferenz des Foramen magnum einen kleinen aber tiefen Ausschnitt bildend. Die inneren Mündungen dieser Canälchen beginnen unterhalb der Vagusöffnung, die bei Hexanchus weiter vom Foramen occipitale entfernt liegt als bei Heptanchus (vergl. Taf. IV, Fig. 1, 2). Bei Scymnus und Centrophorus sehe ich nur zwei solcher Canälchen in der Schädelhöhle, eines davon (das hinterste) mündet selbständig medial und hinter der äusseren Oeffnung des Vaguscanals aus, das andere hat seine Mündung an der medialen Wand des Vaguscanals, führt somit in letzteren; zwei Canälchen besitzt endlich Prionodon melanopterus (Taf. V, Fig. 3). Bei Acanthias finde ich gleichfalls nur eine äussere Mündung, und zwar dicht am Vagusloche. Ebenso bei Cestracion und Galeus. Letzterer hat mit aller Bestimmtheit das genannte Canälchen als einziges zu erkennen gegeben. Bei den Rochen dagegen habe ich auch nach diesem einzigen vergeblich gesucht.

Aus dem Vorstehenden ist ersichtlich, dass von Hexanchus an eine continuirliche Reihe von Befunden sich darstellt, die eine Verminderung der untere Vaguswurzeln durchlassenden Canälchen zeigt. Die Canälchen verlieren dabei ihre Selbständigkeit, indem sie in den Vaguscanal ausmünden. Damit im Zusammenhange findet sich eine Lageveränderung der Austrittsstelle des N. vagus. Bei Hexanchus liegt sie am vordersten Theile der Occipital-Region, vom Foramen occipitale durch eine bedeutende Strecke getrennt. Diese Strecke ist bei Heptanchus schon gemindert, noch mehr bei Centrophorus und Acanthias.

Digitized by Google

Dicht am seitlichen Occipitalfortsatze, etwas über demselben, finden wir sie bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1 *vg*), und eine ähnliche Stelle nimmt sie bei Prionodon ein. Der hier zur Mündung kommende Canal ist in allen Fällen ein schräger, so dass seine innere Mündung weiter nach vorn liegt als die äussere. Bei Raja (Taf. XIV, Fig. 4) liegt das äussere Vagusloch (*Vg*) noch getrennt von der auf einem grossen Theile des Processus lateralis befindlichen Gelenkfläche, indem das äussere Ende des Lateralfortsatzes dazwischen hervorragt. Dieses Ende ist bei Torpedo in den Condylus occipitalis übergegangen und dem entsprechend ist die hier bekanntlich sehr weite Vagusöffnung (Taf. III, Fig. 3 *Vg*) unmittelbar am Condylus occipitalis (*oc*) gelagert und bildet sogar eine auf dessen laterale Fläche verlaufende Rinne.

Ueber der Vagus-Austrittsstelle in etwas seitlicher Lagerung findet sich noch eine Oeffnung vor, welche mit der Veränderung der Lage der Vagusöffnung gleichfalls ihre Stelle verändert. Am ansehnlichsten ist diese Oeffnung bei den Notidaniden, besonders bei Hexanchus, wo sie (*v*) auf der Kante eines von der Labyrinth-Region gebildeten lateralen und nach hinten gerichteten Fortsatzes steht (Taf. I, Fig. 1, 2), von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus ebenso weit wie von jener des Vagus entfernt. Die bezügliche Stelle könnte zur Labyrinth-Region gerechnet werden, wenn nicht bei den übrigen Selachiern die obere und seitliche Stellung der fraglichen Oeffnung in eine rein obere überginge und damit von der genannten Schädelregion sich entschieden entfernte. Zum Labyrinthe hat der Canal keine Beziehung. Wo er auch dem Labyrinthe nahe verläuft, findet er sich hinter dem hinteren Bogengange. Die Oeffnung führt etwas sich verengernd in einen Canal, der schräg abwärts gerichtet zur inneren Mündung des Vaguscanals tritt und dort ausmündet. Die Bedeutung dieser Oeffnung ist mir nicht ganz klar geworden. Dass kein Nerv durch den bezüglichen Canal tritt, glaube ich behaupten zu dürfen. Der Canal umschliesst vielmehr ein Gefäss, welches an der inneren Vagusöffnung an der Wandung der Schädelhöhle sich ausbreitet und nach der Art der Verbreitung eine Vene zu sein scheint. Sollte sich diess bestätigen, so wäre der fragliche Canal als die Bahn der primitiven inneren Jugularvene anzusehen. Bei Heptanchus mündet der Canal über dem Vagusloche nach aussen und ist immer über dem Eingange in den Vaguscanal wahrnehmbar. Aehnlich verhält sich die innere Mündung bei Scymnus, während die äussere (Taf. I, Fig. 3 *v*) vom Vagusloche weiter entfernt liegt und in eine seitliche Furche auslaufend, der Austrittsstelle des Glossopharyngeus genähert erscheint. Bei Galeus trifft man die äussere Oeffnung wieder jener des Vagus ganz nahe, aber in mehr lateraler Lagerung. Die Rochen lassen sie deutlicher als manche Haie wahrnehmen. Raja zeigt sie mit

Digitized by Google

weiter, seitwärts gerichteter Mündung über dem Austritte des Vagus, von diesem wie vom Glossopharyngeus-Austritte gleichweit entfernt. Bei Torpedo (Taf. III, Fig. 3 r) liegt sie dicht am oberen Rande des Vagusloches und findet sich auch innen über dem Anfange des Vaguscanals, während sie bei Raja mit dessen innerer Mündung zusammenfliesst.

Die Vergleichung des Verhaltens der Occipital-Region der einzelnen Selachierformen ergibt eine sehr verschiedengradige Ausbildung dieses Schädelabschnittes. Von Hexanchus zu den Rochen nimmt er an Selbständigkeit ab, es verlieren sich Eigenthümlichkeiten, die er mit der Wirbelsäule gemein hat, und damit lösen sich die Uebereinstimmungen zwischen beiden, wie auch die Verbindung beider sich modificirt und in mannichfaltige neue Verhältnisse tritt. Ein ausgeprägtes Occipitalgelenk ist bei den Rochen aus denselben Theilen entstanden, welche bei den Notidaniden unter den Haien Cranium und Wirbelsäule in continuo zusammenhängen liessen, und für die Bildung dieses Gelenkes fanden sich alle einzelnen Stadien.

Im Allgemeinen ist diese Erscheinung als ein Sonderungsvorgang aufzufassen, der beiden Theilen ein grösseres Maass der Selbständigkeit verleiht, indem er jeden verschieden gestaltet. Im Speciellen ist der an der Occipital-Region in der vorgeführten Reihe sich ergebende Vorgang eine Verkürzung derselben. Den sprechendsten Ausdruck dafür gibt die Lageveränderung des Vaguscanals (vornehmlich dessen äussere Oeffnung), sowie die Rückbildung, welche die unterhalb desselben verlaufenden Canälchen für die vorderen Vaguswurzeln erleiden. Wenn auch die Dimension der zwischen dem Rande des Hinterhauptsloches und der Vagusöffnung gelegenen Strecke der Schädeloberfläche relativ wenig verkürzt ist, so ist doch die Lagerichtung jener Strecke eine ganz andere geworden, indem das Vagusloch von seiner weit vor dem Foramen occipitale befindlichen Stellung (Hexanchus) allmählich in gleiche Querlinie mit dem Hinterhauptsloche rückt (Galeus) und endlich sogar über diese Linie hinaustritt (Raja). Die Längsausdehnung der Hinterhaupts-Region ist damit in eine quere Richtung umgestaltet.

Die bei der Vergleichung des Craniums der lebenden Selachier zwischen den niederen und den differenzirteren Formen nachweisbare Verkürzung des occipitalen Abschnittes muss von einer entsprechenden Veränderung des von diesem Abschnitte umschlossenen Theiles des centralen Nervensystems begleitet sein. Es muss auch in den Wachsthumsverhältnissen der Medulla oblongata ein ähnlicher Vorgang stattfinden.

Diese aus der Vergleichung einzelner Cranien verschiedener Selachier sich ergebende Annahme findet ihre Bestätigung durch die Berücksichtigung von

Digitized by Google

embryonalen Befunden. Wenn wir bei jungen Embryonen von Acanthias (Tafel XXI, Figg. 3, 4) die Ausdehnung des vom Hinter- und Nachhirn eingenommenen, auch die Occipital-Region in sich begreifenden Abschnittes der Schädelanlage mit demselben Abschnitte (Taf. VI, Fig. 2) des erwachsenen Thieres vergleichen, so wird offenbar, dass sie bei letzteren im Verhältniss zu den vorderen Theilen des Craniums viel kürzer erscheint. Indem sich also der vordere Abschnitt des Craniums mehr vergrössert, oder was uns hier das Wichtigste ist, mehr in die Länge wächst als der hintere Abschnitt, bleibt der letztere zurück, und man wird von ihm sagen können, dass er sich verkürzt. Wäre nun auch die Vergleichung der ausgebildeten Cranien nicht schon als maassgebend zu jenem Urtheile anzusehen, so würden wir durch die Beachtung der Ontogenie darauf verwiesen werden.

2. *Labyrinth-Region.*

Als solche betrachte ich ich den vor der Occipital-Region befindlichen Abschnitt des Craniums bis zur Austrittsstelle des Trigeminus. Die Ausdehnung des Labyrinthes im Innern der seitlichen Schädelwand steht im Zusammenhang mit der lateralen Ausdehnung des Craniums, welches hier den bedeutendsten Dickendurchmesser aufweist und sowohl gegen die Occipital-Region, wie gegen die Orbital-Region einen ansehnlichen Vorsprung darbietet.

Die Beziehung zum Gehörorgan lässt die Eigenthümlichkeit dieses Abschnittes vollkommen verstehen. Wenn man erwägt, dass das Labyrinth ein von aussen, vom Integumente her, sich nach innen zu entwickelndes Organ ist, das, allmählich sich sondernd, die bei den Fischen so mächtigen Vorhofsräume und Bogengänge hervorgehen lässt, so wird man die der Labyrinth-Region zukommende laterale Ausdehnung als eine Anpassung der Schädelwand an das in sie eingetretene Gehörorgan zu betrachten haben. Daraus leitet sich dann die Verschiedenheit ab, welche die genannte Region gegen die benachbarten darbietet.

Die dem Cranium durch Einlagerung des Labyrinthes zu Theil gewordene Modification erscheint auch an einzelnen Theilen des bezüglichen Abschnittes, und zwar erstlich durch besondere Vorsprünge, welche dem Verlaufe der Bogengänge entsprechen, und zweitens durch die Verbindungen, welche das Labyrinth gegen die Oberfläche des Craniums aussendet.

Von den Bogengängen bildet am verbreitetsten der vordere und der hintere eine am Schädeldache bemerkbare Vorragung, welche seitlich von der Parietalgrube liegt und nach vorn und seitlich, sowie nach hinten und aussen gerichtet

Digitized by Google

ist. Die Vereinigungsstelle der beiden genannten Bogengänge zu einem gemeinsamen Canal liegt genau unter dem lateralen Rande der Parietalgrube, aber tiefer als der Boden der Grube selbst. Unter den Notidaniden sind die Bogengänge weniger deutlich bei Hexanchus, mehr bei Heptanchus an ihren äusseren Vorsprungsbildungen erkennbar. Sehr deutlich erscheinen die Protuberanzen bei Acanthias und Centrophorus (Taf. VII, Figg. 4, 5; Taf. VIII, Fig. 1 $\alpha\,\beta$), auch bei Galeus (Taf. VIII, Fig. 3 $\alpha\,\beta$), wo sie zwei mehr rundliche Höcker vorstellen. Leichte Erhabenheiten bilden sie bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1). Angedeutet finde ich sie bei Scymnus.

In eigenthümlicher Lagerung finden sie sich bei Cestracion, wo die Labyrinth-Region eine verhältnissmässig sehr geringe Längenausdehnung besitzt und wie nach hinten zusammengeschoben erscheint. Der Höcker des vorderen Bogenganges liegt genau nach aussen von der Parietalgrube auf einer etwas gekrümmt lateralwärts verlaufenden Kante, durch welche die obere Fläche des Craniums von der ziemlich steil abfallenden Hinterfläche getrennt wird. Durch diese Kante könnte man sich verleiten lassen, die ganze Hinterfläche des Craniums der Occipital-Region zuzusprechen, wenn nicht die Prüfung dieser Theile in Beziehung auf das Labyrinth ein anderes Verhältniss ergäbe. An jener hinteren Fläche und zwar ziemlich in Mitte derselben und zur Seite des Foramen occipitale erhebt sich ein abgerundeter flacher Hügel, unter welchem der hintere Bogengang verläuft (vergl. Taf. II, Fig. 1 β). Somit ist diese Fläche bis dahin noch der Labyrinth-Region angehörig, und es ergibt sich daraus eine Bestätigung der bereits oben aus der Lagerung des Vagusloches erwiesenen hochgradigen Verkürzung der Occipital-Region. Bei Torpedo finde ich nur für den vorderen Bogengang (Taf. XIII, Fig. 3) einen Höcker (β), der quer zur Seite der Parietalgrube gelagert ist.

Dem äusseren Bogengange entspricht bei Heptanchus eine sehr deutliche, quer über die laterale Fläche der Labyrinth-Region hinwegziehende Erhebung. Sie ist auf der senkrechten Schnittfläche, die ich auf Taf. XX in Fig. 8 dargestellt habe, als ein lateral vom durchschnittenen äussern Bogengang liegender Vorsprung unterscheidbar. Minder deutlich ist sie bei Hexanchus, dagegen findet sie sich wiederum stark entwickelt bei Acanthias und Centrophorus, wenig schwächer bei Scymnus. Von Acanthias habe ich diese Beziehungen gleichfalls durch ein senkrechtes Durchschnittsbild (Taf. XX, Fig. 9) versinnlicht, und auch auf horizontalen Schnitten (Taf. XX, Figg. 5, 6, 7) sind diese Verhältnisse des äusseren Bogenganges deutlich erkennbar. Der geringeren Ausdehnung des Labyrinthes gemäss hat Cestracion den äusseren Bogengang nur als seitlichen Höcker markirt, der über der Austrittsstelle von Vagus und Glosso-

Digitized by Google

pharyngeus gleichfalls noch anscheinend in der Occipital-Region gelagert ist (Taf. II, Fig. 1).

In schwacher Entwickelung findet sich der Höcker des äusseren Bogenganges bei Galeus und Mustelus. Der äussere Bogengang zieht sich hier in dem gegen die Orbita sehenden Theile der Labyrinth-Region des Craniums hin. Am wenigsten finde ich bei den Rochen eine durch den genannten Bogengang bedingte Sculptur am Cranium ausgeprägt.

Wie von den Bogengängen, so geht auch von dem Vorhofe des Labyrinthes ein Einfluss auf die Gestaltung des Craniums aus. Dem Vestibulum entspricht eine bei den Notidaniden sehr bedeutende Protuberanz am unteren lateralen Abschnitte der Labyrinth-Region (vergl. Taf. I, Figg. 1, 2 *vp*; Taf. XX, Fig. 8 *vp*). Ueber diesem ovalen Vorsprung, der auch an der Unterfläche des Craniums von hinten her durch eine Fortsetzung der seitlichen Occipitalfurche abgegrenzt ist, verläuft die Erhebung des äusseren Bogenganges. Diese ist vorn von der Vorhof-Protuberanz durch eine leichte Einsenkung der seitlichen Labyrinthwand geschieden. Nach hinten läuft jene Einsenkung in eine tiefere Grube aus, welche die Articulationsstelle für das Hyomandibularstück des Zungenbeinbogens bildet. Bei den Notidaniden ist die Hyoidpfanne, wie ich jene Grube bezeichnen will, sehr wenig scharf abgegränzt (Taf. I, Fig. 1, 2 *g*). Die Ränder laufen allmählich in die benachbarten Flächen aus, und die ganze Vertiefung sieht kaum einer Gelenkgrube ähnlich, verhält sich somit viel indifferenter als andere Articulationsflächen an denselben Cranien. Bei Heptanchus ist sie weiter nach hinten gerückt als bei Hexanchus, wo sie zugleich durch eine grössere Ausdehnung sich auszeichnet.

Hinter der Hyoidpfanne von Hexanchus findet sich auf einem Vorsprunge die äussere Mündung des Canals für den Glossopharyngeus (*gp*). Heptanchus zeigt diese Austrittsstelle unterhalb der Pfanne, in beiden Gattungen liegt die Mündung des genannten Canals hinter der Vorhofs-Protuberanz.

Bei den anderen Selachiern treten an den in Besprechung stehenden Theilen allmählich bedeutendere Umgestaltungen ein, die sich von folgenden Vorgängen ableiten lassen. Die Vorhofs-Protuberanz verliert ihre Selbständigkeit in dem Maasse, als ihre Abgrenzung nach hinten und unten durch das Schwinden der Fortsetzung der seitlichen Occipitalfurche aufhört. Schon bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus ist die Basalfläche der Occipital-Region mit jener der Labyrinth-Region zusammengeflossen und stellt mit dieser eine Ebene dar. Eine Vergleichung der senkrechten Durchschnittsbilder von Heptanchus und Acanthias (Taf. XX, Fig. 8, 9) lässt diese Verschiedenheit wahrnehmen. Damit ist die Selbständigkeit der genannten Protuberanz verschwunden. Sie

Digitized by Google

kann nur noch in dem vorderen Seitenrande der Basalebene erkannt werden. Bei Scymnus (Taf. 1, Fig. 3) geht dieselbe abgerundet in die Seitenfläche über, und nur der hintere Seitenrand der Basalebene bildet eine deutliche Kante, welche die untere Begrenzung der Hyoidpfanne abgibt. Bei Acanthias (Taf. II, Fig. 3) erstreckt sich die Kante auch nach vorn und noch mehr bei Centrophorus. In der Erhebung einer Strecke des Pfannenrandes wird somit gleichfalls ein Factor für das Verschwinden der Vorhofs-Protuberanz zu erkennen sein. Diese Erhebung des Randes der Pfanne entspricht einer Differenzirung des bezüglichen bei den Notidaniden auf einer sehr niederen Stufe stehenden Gelenkes. Somit steht die Ausbildung des Cranio-Hyoid-Gelenkes mit dem Verlorengehen einer durch die Beziehung zum Gehörorgan erlangten Eigenthümlichkeit des Craniums in Zusammenhang. Der Vestibularvorsprung schwindet mit der Ausbildung der Gelenkpfanne, und die Entstehung eines unteren Pfannenrandes lässt eine Basalfläche hervorgehen.

Die Differenzirung des Cranio-Hyoid-Gelenkes ruft noch andere Modificationen hervor. Nicht nur am unteren Rande der Pfanne erhebt sich ein Vorsprung, sondern auch der obere hintere Rand der Pfanne streckt sich in einen Fortsatz, der gegen den oberen Rand in eine Kante verlängert ist. Diese Einrichtung besteht bei Centrophorus, was den Fortsatz betrifft; bei Acanthias beginnt der Fortsatz (Taf. II, Fig. 3 *gf*) in eine Kante auszulaufen, und bei Scymnus (Taf. I, Fig. 3 *gf*) ist dieselbe längs des ganzen oberen Randes ausgebildet. Die ganze Einrichtung verhindert ein Ausweichen des Zungenbeinbogens nach hinten.

Der hintere Fortsatz (*gf*) des Pfannenrandes liegt bei Acanthias und Centrophorus calceus weniger über dem Gelenke als bei Centrophorus granulosus und Scymnus. Auf ihn tritt die seitliche Fläche der Labyrinth-Region vom hinteren Ende der äusseren Bogengangleiste her in sanfter Abdachung herab. Nach hinten sendet der Fortsatz einen median gerichteten Haken. Unmittelbar hinter dem Fortsatze liegt die Austrittsstelle des Glossopharyngeus (Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Fig. 3 *Gp*).

Durch Ausdehnung des unterhalb des Fortsatzes gelegenen Randes der Pfanne nach hinten tritt die ganze Pfanne in dem Maasse rückwärts, als sie jenen verlängerten Rand mit bilden hilft. Diess ist bei Scyllium, Galeus und Mustelus der Fall. Der grösste Theil der Pfanne befindet sich auf einer nach hinten ragenden Verlängerung, die man als den ausgezogenen Pfannenrand sich vorstellen kann. Der bei Centrophorus und Acanthias hinten die Pfanne überragende Fortsatz ist dann bis über den Vordertheil der Pfanne ausgedehnt, und seine dieser zugewendete Oberfläche ist in die Gelenkbildung mit

Digitized by Google

eingezogen. Die Pfanne ist dann keine einfache Grube mehr, sondern besitzt eine complicirte, etwa sattelförmig zu bezeichnende Gelenkfläche. Bei Galeus canis ragt der hintere Rand der Pfanne fast bis in eine gleiche Linie mit der Cranio-Vertebralverbindung, und bei dem anderen Galeus sogar noch über jene Linie hinaus. Einen bedeutenderen Vorsprung bildet der die Pfanne tragende Theil bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *g'*, wo die Austrittsöffnung des Glossopharyngeus über dem oberen Pfannenrande sich findet, und eine weite trichterförmige Grube vorstellt. Daran reiht sich Zygaena (Taf. IX, Fig. 5), wo die mit ihrer Längsaxe schräg von oben und vorn nach hinten und unten gerichtete Gelenkfläche in zwei Facetten getheilt ist (*g*). Mit dieser Lageveränderung der Pfanne des Hyoidgelenkes steht die Sonderung der hinteren Umgränzung der Pfanne in Zusammenhang. Bei Mustelus wird diese Umgränzung von einer stark vorspringenden Leiste gebildet, welche nach hinten auf den ausgezogenen Theil der Pfanne sich fortsetzt; bei Galeus sind an dieser Leiste zwei Abschnitte unterscheidbar, ein oberer vorderer und ein hinterer, von denen der erstere sich bedeutender gesondert hat und eine aufwärts gerichtete, die unterhalb der äusseren Bogenprotuberanz hinziehende Furche von unten her abgränzende Lamelle (Taf. II, Fig. 2 *gf'*) vorstellt.

Diese Lamelle besteht auch, aber in horizontaler Lagerung, bei Cestracion (Taf. II, Fig 1 *gf'*), an dessen Hyoidgelenk (*g*) die sonst bestehende Längenausdehnung am bedeutendsten verkürzt ist. Eine zweite Vorragung des Pfannenrandes liegt an der hinteren Begränzung (*gf*). Da dieser Vorsprung die Austrittsstelle des Glossopharyngeus dicht hinter sich hat, gibt er sich als dem schon bei Scymnus, mehr bei Acanthias und Centrophorus gebildeten hinteren Gelenkfortsatze homolog. Bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4) ist der vordere Gelenkrandfortsatz mit dem hinteren eine continuirliche Leiste, dagegen ist der vordere Fortsatz bei Zygaena (Taf. IX, Fig. 5) bedeutend differenzirt und erscheint als ein starker, über der oberen Gelenkfacette emporsteigender Höcker. Zwei Vorsprünge, ein oberer (*gf'*) und ein unterer, begränzen wie horizontale Lippen die quere und tiefe Pfanne bei Squatina, die einen bedeutenden Theil der Labyrinthwand einnimmt. Der obere Vorsprung läuft auf einen starken hinteren Fortsatz aus.

Von den Rochen reiht sich Raja am meisten an die Haie durch die quere Lagerung der Hyoidpfanne und einen hinteren Vorsprung derselben. Das Gelenk ist aber auf einem vom Cranium stark abstehenden lateralen Fortsatze angebracht, der auf seiner oberen Fläche die bei den Haien unterhalb des äusseren Bogenganges befindliche Furche trägt. Mit der Entfernung der Gelenkfläche von der lateralen Schädelwand, was sich besonders am hinteren Theile der Pfanne sehr stark ausprägt, scheint die Bildung einer Knorpelspange in Ver-

Digitized by Google

bindung zu stehen (Taf. III, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 4 *sp*), welche sich in zierlich geschwungenem Bogen vom hinteren und oberen Rande des Gelenkes aus schräg nach hinten, dann nach vorn und medial verlaufend ausspannt, um auf dem hinteren und oberen Theile der Labyrinth-Region auszulaufen. Die Spange umgränzt eine weite Oeffnung, zu welcher die auf dem pfannentragenden Fortsatze gelagerte Furche verläuft. An der unteren hinteren Begränzung dieser Oeffnung liegt die Austrittsstelle des Glossopharyngeus als ein Loch von sehr geringer Grösse. Ob diese Spangenbildung eine selbständige Einrichtung ist, oder durch Modification einer anderen, etwa einer durch ein hindurchtretendes Organ bedingten Canalbildung, hervorging, ist nicht sicher zu ermitteln gewesen. Bei Rhynchobatus ist die Spange gleichfalls, allein in viel geringerem Umfange vorhanden (Taf. III, Fig. 1 *sp*). Bei Pristis fehlt sie.

Mit dem Vorkommen der Spange steht bei Rhynchobatus das seitliche Vorragen des hinteren Abschnittes des Hyoidgelenkes im Zusammenhange. Das Gelenk ist bedeutend in die Länge gestreckt und zerfällt in zwei Abschnitte, einen schmaleren vorderen und einen breiteren hinteren, die man als gesonderte Pfannen für zwei Gelenkköpfe des Hyomandibulare nehmen kann. Diese Theilung ist durch eine leichte Einschnürung schon bei Raja angedeutet und ist auch bei Pristis insofern vorhanden, als der vordere und hintere Abschnitt der langen Pfanne viel stärker als der mittlere vertieft ist (Taf. III, Fig. 4 *g*).

Die Umbildung des Hyoidgelenkes ist bei Torpedo durch vollständige Trennung der beiden Abschnitte noch weiter entwickelt. Bei Torpedo oculata zieht die Gelenkpfanne an der unteren seitlichen Kante des Craniums von der Austrittsstelle des N. facialis bis zu jener des Glossopharyngeus hin. Der hintere Theil der Pfanne wird von zwei schmalen Leistchen lippenartig überragt und wird dadurch tiefer als der vordere. In diesem Verhalten unterscheidet sich T. oculata sehr bedeutend von Torpedo marmorata, wo der bisher eine Vertiefung bildende hintere Theil des Gelenkes durch einen queren Gelenkkopf vorgestellt wird (Taf. III, Fig. 3 *g'*). Der vordere Theil der Gelenkstelle (*g*) hat seine Beschaffenheit als Pfanne behalten und erstreckt sich vom hinteren Rande der Facialisöffnung bis zum unteren Rande der Austrittsstelle des Glossopharyngeus, wo er in eine schmale, keine Gelenkfläche tragende Kante übergeht. Von dieser erhebt sich nach hinten zu der den Gelenkkopf tragende Abschnitt von der Basis eines Pfeilers der Schädelwand, welcher zwischen den enorm weiten Austrittslöchern von Glossopharyngeus und Vagus liegt. Das Hyoidgelenk ist somit nicht bloss sehr in die Länge gestreckt, sondern befindet sich auch weiter als sonst in einer nach hinten gerückten Ausdehnung.

Digitized by Google

In der Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Cranium sieht man dem Dargestellten zufolge eine allmähliche Differenzirung, die von einem einfachen Zustande ausgeht. Dieser liegt bei den Notidaniden. Die Differenzirung schreitet nach verschiedenen Richtungen vor sich und liefert damit von einander sehr verschiedene Bildungen. Die eine davon findet sich bei den Haien repräsentirt und beruht auf der Ausprägung des Gelenkrandes in Fortsätze oder in Kanten. Die Gelenkfläche tritt dabei aus der einfachen flachen Grube in eine complicirtere Gestalt über, die mit einer sattelförmigen Gelenkfläche Aehnlichkeit hat. In den einzelnen Gattungen ergeben sich mancherlei Eigenthümlichkeiten. Nach solchen gruppiren sich Centrophorus, Acanthias und Scymnus zusammen, während andererseits Galeus, Mustelus und Scyllium eine Gruppe repräsentiren. Zwischen diesen beiden steht Cestracion.

Die zweite Differenzirungsrichtung haben wir bei den Rochen sich bilden sehen. Charakteristisch ist die quere Gestaltung des Hyoidgelenkes, als Anpassung an die breite Form des Hyomandibulare. Raja bietet hier den niedersten Zustand und bei Trygon ist das Gelenk noch weniger als bei Raja in die Quere gestreckt. Die Längenausdehnung der Gelenkpfanne verbindet sich mit der Sonderung in mehrere Abschnitte, die bei den Haien (Zygaena) durch Facetten angedeutet waren. Es bilden sich zwei getrennte Pfannen (Rhynchobatus, Pristis, Torpedo oculata), und im Zustande der grössten Differenzirung geht die hintere Pfanne verloren und die bezügliche Gelenkfläche tritt an einer Erhabenheit auf, wodurch ein Gelenkkopf sich bildet (Torpedo marmorata).

Wird hiemit noch die Lageveränderung der Gelenkfläche in Anschlag gebracht, so wird der Einfluss, welchen der genannte Theil auf die Gestaltung eines Abschnittes der Labyrinth-Region ausübt, für nicht gering erachtet werden dürfen. Erwägt man ferner, wie die Verhältnisse der genannten Gelenkfläche nur durch die Beziehungen des Hyomandibulare oder vielmehr des ganzen Zungenbeinbogens bestimmt werden, so wird man den umgestaltenden Factor im Visceralskelete selbst zu suchen haben, und über diesen Punkt wird später im bezüglichen Abschnitte dieser Abhandlung zu berichten sein.

Die Verbindung von Kiemenbogen mit dem Cranium schliesst sich an die Hyoidverbindung an. Während bei allen Haien jene Verbindung nicht besteht, finden wir sie bei den Rochen in ziemlicher Verbreitung. Sie kommt aber fast allgemein nur durch Ligamente zu Stande, und nur bei Rhynchobatus finde ich den ersten Kiemenbogen mit dem Cranium in Articulation. Die querovale Gelenkfläche liegt seitlich vom Occipitalgelenke, von diesem durch den Vorsprung des Gelenkfortsatzes getrennt, unterhalb der Austrittsstelle des Glossopharyngeus. Sie ist zwar nach hinten gerichtet, muss aber, da sie seitlich von

Digitized by Google

der Austrittsöffnung des Vagus liegt, der Labyrinth-Region zugetheilt werden. Die Frage erhebt sich nun, ob diese Articulation einen vererbten Zustand vorstellt oder aus einer erst später eingetretenen Verbindung eines Kiemenbogens mit dem Cranium entsprang. Im ersteren Falle würde sie vielleicht als der Rest eines Verhaltens gelten können, welches ich als für alle Kiemenbogen nothwendig vorauszusetzen dargestellt habe*), und damit wäre jener Befund von grosser Wichtigkeit. An sich betrachtet wiegt die Thatsache sehr schwer. Durch die Vergleichung verliert sie an Bedeutung. Die Vergleichung zeigt nämlich, dass gerade in der minder differenzirten Abtheilung der Selachier, bei jenen, die wir demgemäss im Vergleiche mit den Rochen als niedere betrachten, niemals eine Verbindung von Kiemenbogen mit dem Cranium vorkommt. Bei allen Haien, selbst bei den Notidaniden fehlt eine solche. Wir schliessen daraus, dass eine mögliche Verbindung des Craniums mit Kiemenbogen bereits vor der Entstehung jener Selachierabtheilung (oder vielmehr der gemeinsamen Stammform) sich gelöst hat. Wenn nun eine solche Verbindung bei einer vereinzelten Form der erst von den Haien ableitbaren Rochen vorkommt, besteht sehr wenig Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie sich von einem unterhalb der Haie liegenden Zustande her erhalten haben möchte. Demnach ist es richtiger, jene Gelenkverbindung bei Rhynchobatus als eine erst innerhalb der Gattung erworbene anzusehen und sie damit als eine secundäre zu beurtheilen. Die sichere Begründung dieser Auffassung geht endlich aus der Vergleichung des gesammten Visceralskeletes der Rochen hervor, aus welcher sich ergibt, dass jener erste Kiemenbogen der Rochen nichts Anderes ist als der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens der Haie. (Siehe darüber im Abschnitt über das Visceralskelet.)

Der Labyrinth-Region des Schädels gehören zwei Nervenaustrittsstellen an, die des Glossopharyngeus und die des Facialis. Die erstere ist bereits mehrfach berücksichtigt worden, indem ihre Lage hinter dem Fortsatze des Hyoidgelenkes angegeben ward. Die Austrittsstelle bildet eine nach aussen trichterförmig erweiterte Oeffnung, die bei den Notidaniden eine etwas seitliche Richtung besitzt (Taf. I, Fig. 1, 2 *Gp*). Das Endstück des Glossopharyngeus-Canals ist nach hinten und etwas aufwärts gerichtet, so dass der austretende Nerv genau hinter dem Hyoidgelenk zu liegen kommt. An dem unteren und hinteren Umfange des Glossopharyngeus-Canals findet sich eine Durchbrechung der Knorpelwand, die nach abwärts und etwas seitlich gerichtet ist (vgl. Taf. I, Fig. 2 *f*). Ueber die Bedeutung dieser ziemlich ansehnlichen Oeffnung kann ich zwar keine ganz bestimmte Mittheilung machen, aber es ergibt sich bei

*) Jenaische Zeitschrift Bd. VI, S. 534.

Digitized by Google

näherer Prüfung Manches, das zu einem Verständniss führen kann. Vor Allem muss ich der Vorstellung begegnen, dass durch die Oeffnung ein Nervenzweig oder ein Gefäss austrete. Sie ist, wie ich mich bei Heptanchus überzeugte, durch eine straffe Membran geschlossen und wird von Muskeln überlagert, nach deren Entfernung man eine ebene Fläche bemerkt. Oeffnet man den Glossopharyngeus-Canal durch Abtragen seiner äusseren Wand, so fällt sofort die (bei Heptanchus) bedeutende Weite dieses Canals auf, welche der Dicke des Nervenstammes in keiner Weise entspricht. Der Nerv liegt der Wandung eng an und lässt noch einen ziemlich weiten Raum unausgefüllt. Auf dem weiteren Verfolge dieses Raumes gelangt man zum Vorhofe des Labyrinthes, so dass die Perilymphe in diesen Canal treten muss, und also, wenn wir finden dass der Glossopharyngeus auch die äussere Strecke des Canals nicht füllt, wohl längs des Nerven nach der Aussenfläche des Craniums zu communiciren im Stande ist.

Nur bei wenigen von den übrigen Haien, die ich untersuchte, fand sich etwas hieher Beziehbares. Hexanchus besitzt jenes Foramen obturatum an ähnlicher Stelle (Fig. 2 *f*) wie Heptanchus, allein dieses Loch führt hier nicht direct in den Glossopharyngeus-Canal, sondern erst in einen feineren Canal, den man allerdings mit einer Sonde bis zum Glossopharyngeus verfolgen kann. Hier scheinen besondere Verhältnisse der Lymphbahnen vorzuliegen, die wohl geeignet sind, mit den neuerdings über die Lymphbahnen des Labyrinthes höherer Wirbelthiere bekannt gewordenen Thatsachen in Zusammenhang zu gelangen, wenn die Untersuchung einmal speciell auf jenes Organsystem der Selachier gerichtet sein wird. Da dieser Theil der Untersuchung meinen nächsten Zwecken ferner gelegen, muss ich alle nur auf die genaue Kenntniss jener Lymphbahnen im Kopfe der Selachier sich stützenden Folgerungen bei Seite lassen.

Eine Verbindung des knorpeligen Labyrinthes mit dem Glossopharyngeus-Canal finde ich noch bei Acanthias und Centrophorus calceus. Der Glossopharyngeus tritt hier von der Schädelhöhle aus in einen seinem Dickedurchmesser entsprechenden Canal, der anfänglich unter dem Vorhof hinweg nach aussen zieht und sich dabei in den Vorhof öffnet. Der Glossopharyngeus durchläuft eine Strecke des Vorhofs und tritt dann in einen vom Vorhofe aus nach aussen führenden viel weiteren Canal, dessen äussere Oeffnung zugleich die Austrittsstelle des Glossopharyngeus vorstellt. An der bedeutenden Weite der Austrittsöffnung ist schon zu erkennen, dass ausser dem Glossopharyngeus noch ein anderer Theil hier aus- oder eintreten muss.

Die äussere Erweiterung des Glossopharyngeus-Canals besteht in geringerem Grade auch bei den übrigen Haien; sie dient hier zur Aufnahme des Ganglion (Ganglion petrosum) des Nerven. Nach innen von dem Ganglion bietet der

Digitized by Google

Canal wieder eine entsprechende Verengerung dar. Das finde ich bei Mustelus und Galeus.

Bei den Rochen finde ich ein ähnliches Verhalten wie bei den letzterwähnten Haien. Torpedo (Taf. III, Fig. 3 *Gp*) besitzt den Glossopharyngeus-Canal von bedeutender Kürze, aber von ausserordentlicher Weite, worin er der Vagusöffnung gleich kommt.

Der zweite zur Labyrinth-Region Beziehungen besitzende Nervencanal wird von dem Facialis eingenommen. Da er vor dem Labyrinth austritt, durchsetzt er einen weniger dicken Theil der Schädelwand. Seine innere Mündung liegt bei den Notidaniden in einer tiefen, den Acusticus aufnehmenden Bucht, eine Lagerung, welche auch noch bei anderen (Centrophorus, Acanthias, Scymnus) fortbesteht, am meisten ausgebildet bei Cestracion, wo die gemeinsame Bucht (Meatus auditorius internus) am engsten erscheint. Bei einer anderen Gruppe von Haien ist der Facialisaustritt mit jenem des Trigeminus zusammengeflossen zu einer für beide gemeinsamen Oeffnung, welche immer der Acusticus-Grube nahe gelagert ist. Hieher gehören: Mustelus, Galeus, Scyllium, Prionodon, Zygaena.

Bezüglich der äusseren Oeffnung ist hervorzuheben, dass dieselbe bei den Notidaniden weiter von der Austrittsstelle des Glossopharyngeus entfernt liegt, als bei den übrigen Selachiern, entsprechend der grösseren Längenausdehnung der Labyrinth-Region. Sie findet sich etwas tiefer als das Trigeminusloch. Bei Hexanchus (Taf. I, Fig. 2 *Fa*) zieht von der Austrittsstelle des Facialis eine Grube nach hinten, die in einer Furche gegen die Vorhofs-Protuberanz ausläuft. In dieser Furche verläuft der Stamm des Nerven, bis er seinen Weg zum Zungenbeinbogen einschlägt. Die Grube ist von der Austrittsstelle des Trigeminus durch einen leistenartigen Vorsprung geschieden. Bei Heptanchus ist diese Strecke flacher und die Furche fehlt. Die Leiste ist dagegen recht ansehnlich bei Centrophorus entwickelt, so dass die bezüglichen Austrittsstellen (des Trigeminus und Facialis) äusserlich viel weiter von einander entfernt liegen als die Eintrittsstellen in die Schädelwand es sind. Der Facialis-Canal ist dabei nach hinten gerichtet; diese Stellung nimmt er in noch höherem Maasse bei Scymnus und Acanthias ein. Er läuft bei Centrophorus und Scymnus in die flache Vertiefung aus, welche unterhalb des vom äusseren Bogengange gebildeten Quervorsprunges liegend, bereits oben erwähnt wurde. Mit dieser Verlaufsänderung des Facialis-Canals verbindet sich eine andere Einrichtung. Die nach hinten zu verlaufende Canalstrecke des Facialis besitzt an ihrem Beginne, da wo der quere Verlauf in den rückwärts gerichteten übergeht, eine Durchbrechung der Wand, die ich als Hiatus des Facialis-Canals (Taf. II, Fig. 3 *fa*) bezeichnen will. Der Hiatus entspricht der Stelle einer knieförmigen Biegung des Facialis. Durch

Digitized by Google

diesen Hiatus tritt der Ramus palatinus des Facialis. Bei Scymnus liegt der Hiatus (*fa* in Fig. 3, Taf. I und Fig. 4, Taf. XVII) als eine ansehnliche ovale Oeffnung auf einer abgerundeten Protuberanz, bei Acanthias mehr nach aussen und vorn gerichtet, bei Scymnus in rein lateraler Stellung. Unterhalb der genannten Oeffnung finde ich bei Scymnus ein anderes Loch (Taf. XVII, Fig. 4 *fa'*), welches mir bezüglich durchtretender Theile unklar blieb und bei anderen Haien vermisst ward. Mit der Ausbildung der Basalfläche des Craniums bei Centrophorus möchte man den Hiatus an dieser Fläche suchen, und in der That lagert auch dort ein kleines Loch, welches jedoch nicht in den Facialiscanal leitet.

Der Facialis durchläuft also bei einigen Haien einen rückwärts gerichteten Canal, der dadurch, dass er nach einer Strecke seines Weges, vor seinem den Hauptstamm austreten lassenden Ende, eine zum Austritte eines Nervenzweiges dienende Durchbrechung besitzt, dem Canalis Fallopii ähnlich wird, wie die Anatomie des Menschen denselben kennen lehrt. Der Hiatus des Canals der Haie wäre dem Hiatus canalis Fallopii homolog, wie denn auch der ersteren verlassende R. palatinus des Facialis dem N. petrosus superficialis major der Säugethiere homolog ist. Es liegt nahe, hieraus zu folgern, dass die beim Menschen bekannte Bildung bereits bei den Haien besteht, dass beiderlei Bildungen völlig homolog seien. Eine genauere Prüfung giebt eine andere Antwort.

Bei Säugethier-Embryonen liegt die Austrittsstelle des Facialis an der später zum Hiatus canalis Fallopii werdenden Stelle. Ein Canalis Fallopii existirt nicht, oder doch nicht in der ihm später zukommenden Ausdehnung, da er nur durch eine ganz kurze, von einer Knorpelspange des Petrosum überbrückte Strecke repräsentirt wird. Diese entspricht der Strecke, welche vom Meatus auditorius internus aus bis zum Hiatus zieht. Die ganze jenseits des Hiatus liegende Strecke wird erst später gebildet, der Facialis zieht so nur in eine Furche des Petrosum gelagert über der Labyrinthwand der Paukenhöhle hin und wendet sich dann abwärts. Vom fallopischen Canal wird dann der am oberen Theile der Paukenhöhle liegende Abschnitt vom Felsenbein her gebildet, indem eine Knochenlamelle den Facialis umwächst. Darauf entsteht der letzte die Ausmündung am Foramen stylomastoideum begreifende Abschnitt des Canals, welche nicht an die vorhergehende geschlossene Strecke unmittelbar anschliesst, so dass — noch beim Neugeborenen — ein Theil des Facialis ohne knöcherne Umwandung an der hinteren Wand der Paukenhöhle vorüberzieht*).

*) Diese von Herrn A. Vrolik aufgefundenen Thatsachen werden von demselben ausführlicher veröffentlicht werden. Aus dessen Untersuchungen ergibt sich ein für die einzelnen Säugethier-Abtheilungen ziemlich verschiedenes Verhalten des Canalis Fallopii.

Was die Entstehung des Canalis Fallopii der Säugethiere angeht, so ist der nächste Fac-

Digitized by Google

Somit ist also der jenseits des Hiatus liegende Abschnitt des Canalis Fallopii eine secundäre Bildung, die wegen ihres Fehlens am Primordial-Cranium die Berechtigung verliert, mit dem ähnlichen Verhalten bei manchen Haien für homolog gehalten zu werden. Es sind vollkommen selbständige Einrichtungen, von denen jede für sich in Anpassung an bestimmte aus dem Verlaufe des Facialis sich ergebende Verhältnisse hervorging.

Eine bedeutsame Lageveränderung hat der Facialis-Canal bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1 *Fa*) erfahren. Der sehr kurze Canal entbehrt hier der Krümmung nach hinten, die er bei Acanthias u. a. besitzt, sondern verläuft entsprechend der benachbarten Articulation des Hyomandibulare gerade nach aussen mit deutlicher Vorwärtsrichtung. Von der Seitenfläche der Labyrinth-Region ist die äussere Mündung in den unteren hinteren Winkel der Orbitalhöhle gerückt, so dass sie vor der Labyrinth-Region lagert und vom Durchgangsloche des Trigeminus nur durch einen schmalen Knorpelpfeiler getrennt ist. Dabei liegt sie zugleich dem Hyoidgelenke benachbart, und zwar näher als bei den vorhin vorgeführten Haien. Der durch die verbreiterte Basis cranii gebildete Boden der Orbita ist nach aussen und vor der Facialisöffnung durchbohrt.

Die Lagerungsveränderung der Facialisöffnung bei Cestracion führt zu einem bei anderen Haien vorkommenden Verhalten, welches in der Vereinigung des Facialis-Canals mit der Austrittsöffnung des Trigeminus besteht und eine Verbindung oder doch enge Anlagerung der beiden Nerven zur Folge hat. Die hieher gehörigen eines distincten Facialis-Canals entbehrenden Gattungen sind bereits oben aufgeführt worden.

Die Rochen schliessen sich bezüglich des Facialis-Canals der erst erwähnten Gruppe der Haie an. Raja besitzt die Austrittsöffnung des Facialis in einer tiefen quer gestellten Grube (Taf. III, Fig. 2 *Fa*) hinter und etwas unter der Trigeminusöffnung. Die Grube läuft nach hinten flach auf den Fortsatz aus, welcher das Hyoidgelenk trägt. Eigenthümlich ist das Verhalten der Austritts-

---

tor in einer Lageveränderung der primitiven Austrittsstelle des Facialis zu suchen. Diese wird von der Basalfläche des Craniums, an der sie bei den Monotremen liegt, an die laterale Schädelwand gerückt und zugleich etwas medial, so dass sie mehr dem Cavum cranii sich zuwendet. Diese Lageveränderung scheint durch die Bildung der Cochlea zu Stande zu kommen, welche den vordersten Theil des Petrosum voluminöser gestaltet und mit dem Anfang ihrer ersten im Promontorium der Labyrinthwand der Paukenhöhle vorspringenden Windung eine neue grössere Strecke der Aussenfläche des Primordial-Cranium bildet. Durch die Paukenhöhle empfängt der Facialis dann seine Bahn an der oberen und ferner an der hinteren Wand in Uebereinstimmung mit dem primitiven Verhalten des Nerven zum Zungenbeinbogen und zur ersten primitiven Kiemenspalte.

Digitized by Google

öffnung bei Rhynchobatus (Taf. III, Fig. 1). Sie wird hier von einer schräg von oben und vorn nach hinten und abwärts gerichteten Knorpelspange (*sp*) bedeckt, von der ich bei Raja keine Andeutung finde. Die untere und hintere Verbindung der Knorpelspange mit dem Cranium liegt dicht vor dem Hyoidgelenk. Der Austritt des Facialis-Stammes erfolgt hinter der Spange, vor dieser tritt aber schon ein Zweig herab, den ich für den Ramus palatinus halten muss. Durch diese Beziehungen des N. facialis zur Knorpelspange wird die letztere verständlich, da sie sich aus dem oben von Scymnus und Acanthias Beschriebenen ableiten lässt. Denkt man sich nämlich die dort als Hiatus bezeichnete Oeffnung bedeutend vergrössert, und ebenso die eigentliche End-Oeffnung des Facialis-Canals erweitert, so wird der zwischen beiden Oeffnungen liegende Knorpel, der einen Theil der lateralen Wandung des Facialis-Canals ausmachte, spangenförmig gestaltet erscheinen. Unter der Spange wird sich ein Raum finden, in den nunmehr der Facialis-Canal sich öffnet, und dieser Raum war vorher nichts Anderes als das jenseits des Hiatus gelegene Endstück des ursprünglichen Facialis-Canales selbst. Mit Beziehung auf Scymnus und Acanthias ist also die hinter der beregten Knorpelspange liegende Oeffnung jene, durch welche der Stamm des Facialis tritt: die Endöffnung des Facialis-Canals; die vor der Spange befindliche Oeffnung, durch welche der R. palatinus tritt, ist der Hiatus. Die ganze Bildung beruht also auf einer Umgestaltung oder Vergrösserung des Endabschnittes des Facialis-Canals.

Das gleiche Verhalten wie bei Rhynchobatus findet sich bei Trygon und Pristis. Durch die Erklärung der Spangenbildung aus dem Befunde bei Scymnus und Acanthias wird auch eine ähnliche Einrichtung bei Squatina verständlich. Das sehr complicirte Hyoidgelenk läuft nach einem vorderen Fortsatz aus, über welchem von der Orbita her ein Canal zur Seite der Labyrinth-Region hinzieht. Der Canal ist von ziemlicher Weite und trägt an seiner medialen Wand die Mündung des Facialis-Canals, welche von dem die laterale Wand des Canals bildenden Knorpelpfeiler von aussen her unsichtbar gemacht wird. Dieser Knorpelpfeiler ist nun nichts Anderes als die Spange von Rhynchobatus und Pristis, und die vordere oder Orbitalöffnung des Canals der erweiterte und etwas in der Lage geänderte Hiatus von Scymnus und Acanthias.

Torpedo besitzt die discrete Facialisöffnung in ausserordentlicher Weite. Sie liegt wie bei Rhynchobatus dicht vor dem Hyoidgelenk.

Zur Labyrinth-Region gehört endlich auf der Oberfläche des Craniums die den Selachiern eigenthümliche Grube, die ich als Parietalgrube bezeichnet habe. Im Grunde der Grube liegen jederseits zwei Oeffnungen, welche ins Innere des Labyrinthes führen. Sowohl die Ausdehnung der Parietalgrube als

Digitized by Google

ihre Gestalt und Lage zeigt manche Eigenthümlichkeiten, die aus den bezüglichen Abbildungen der Oberfläche des Craniums zu ersehen sind, und nur das Eine soll erwähnt werden, dass immer eine bestimmte Beziehung zum vorderen und hinteren Bogengange insofern sich erkennen lässt, als die Grube stets an der Stelle sich findet, wo diese Bogengänge convergiren, um in einen gemeinsamen Abschnitt zusammenzutreten. Sehr verschieden ist die Grösse und Lagerung der im Grunde der Grube sich öffnenden Löcher.

Die Untersuchung der Labyrinth-Region hat einen Schädelabschnitt nachgewiesen, dessen Eigenthümlichkeiten wesentlich durch die Beziehungen zum Gehörorgan bedingt wurden. Bei jenen Selachiern, welche durch zahlreiche Verhältnisse ihrer Organisation als niedere Formen den übrigen sich gegenüberstellen, waren jene Beziehungen selbst in kleineren Merkmalen ausgeprägt, und fast die ganze äussere und innere Sculptur dieses Schädelabschnittes ergab sich in engster Abhängigkeit vom Labyrinthe und von der Gestaltung und räumlichen Ausdehnung der Theile desselben. Dagegen verhielten sich untergeordnet die Beziehungen zum Visceralskelet, von dem ein Bogen, der Zungenbeinbogen, der Seitenfläche der Labyrinth-Region angefügt war. So verhielten sich vor Allem die Notidaniden unter den Haien, Scymnus und die Dornhaie schlossen sich diesem Verhalten an, allerdings mit bereits beginnenden Veränderungen der bei den erstgenannten bestehenden primitiven Zustände. Diese Veränderungen zeigten sich in einer Modification der Verbindungsstelle des Hyoidbogens. Die Articulationsfläche und ihre Umgebung war mehrfache Differenzirungen eingegangen und ergab sich als der veränderlichste Theil, während die Sculptur der übrigen Oberfläche immer noch das ihr durch das umschlossene Labyrinth gewordene Gepräge aufwies.

Bei der Prionodon, Zygaena, Mustelus, Galeus und die Scyllien umfassenden Gruppe ist der Einfluss des Labyrinthes auf die Form des Schädels minder deutlich, nur die Bogengänge machen sich noch bemerklich, aber die Vorhofs-Protuberanz ist verloren gegangen, da die ursprünglich so eigenthümliche Grundfläche dieser Region mit jener der Occipital-Region zusammenfloss. Die Vorbereitung zu dieser Nivellirung war bereits bei den Dornhaien, besonders bei Centrophorus bemerkbar geworden. Immerhin ist jedoch das Labyrinth in seinem gestaltbedingenden Einflusse zu erkennen. Dieser Einfluss beherrscht noch die Region, wenn auch die Hyoid-Articulation einen bedeutenden Antheil an der Gesammtform des Abschnittes sich errungen hat, der zum höchsten Grade bei Squatina sich steigert.

Unter den Rochen ist nur bei Raja diese Bedeutung des Labyrinthes noch vorwaltend. Bei den übrigen bestehen nur Andeutungen hievon in

Digitized by Google

schwachen, durch die Bogengänge bedingten Protuberanzen. Die sonst so mächtige seitliche Ausdehnung des Schädels ist verschwunden und fast in gleicher Flucht verläuft die Seitenfläche des Craniums von dem occipitalen Abschnitte bis zur Orbita hin. Der Labyrinthvorsprung als Ganzes ist noch am meisten bei Trygon und Myliobatis, weniger bei Raja bemerkbar. Er nimmt noch mehr bei Torpedo und Rhynchobatus ab, am meisten bei Pristis. Wenn durch die im Vergleich mit den meisten Haien minder massive Sculptur der Hyoid-Articulation die Labyrinth-Region weniger Umgestaltungen empfängt, so ist durch das Aufhören der schärferen Abgränzung das Charakteristische der ganzen Region um so gründlicher umgebildet worden.

Diese verschiedenen Zustände unter einander vergleichend, finden wir das Vorwiegen des formgebenden Einflusses des Labyrinthes als den Ausdruck einer niederen Organisationsstufe und treffen jenen Factor in allmählicher Abnahme, je weiter die Gesammtorganisation sich von jenem niederen Zustande entfernt. Das bei Haien noch Bedeutende schwindet bei den Rochen und auch innerhalb dieser Abtheilung ist in der Veränderung eine Stufenfolge wahrnehmbar. Wir werden aus diesen Thatsachen zu dem Schlusse gelangen, dass der niederste Zustand der Labyrinth-Region eben dem Labyrinthe seine bedeutendsten Eigenthümlichkeiten verdankt, dass er aus einer Anpassung an das von ihm aufgenommene Hörorgan hervorging. Wenn dies nicht bestritten werden kann, so folgt ferner, dass ohne jene Beziehungen zum Hörorgane der fragliche Schädelabschnitt von der Occipital-Region nicht gesondert wäre, dass also die beiden Regionen einen einzigen gleichartigen Abschnitt repräsentirten. Da nun eben bei der Occipital-Region die Uebereinstimmung mit dem darauf folgenden Theile des Axenskeletes, dem Rückgrate, nachgewiesen wurde, so wird auch für die Labyrinth-Region das ursprüngliche Bestehen einer solchen Uebereinstimmung angenommen werden müssen.

Somit ist also auch für die Labyrinth-Region des Craniums eine Differenzirung aus einem mit dem Rückgrate gleichartigen Zustande aufzustellen. Sie erscheint als ein mit der Aufnahme des Labyrinthes sich sondernder Abschnitt. Wenn ich die Aufnahme dieses zuerst in Form des primitiven Hörbläschens auftretenden Organs als wichtigsten Factor betrachte, so darf sie doch nicht als einziger gelten. Die Beziehung zum umschlossenen Abschnitte des centralen Nervensystems, wie die Verbindung mit einem Bogen des Visceralskeletes verlangt gleichfalls Beachtung, und beide werden in Rechnung gebracht werden müssen. Aus der ersteren entspringt die grössere Weite des Binnenraumes und aus der letzteren die Articulationsstelle, die in Anpassung an

Digitized by Google

die veränderte Function des Zungenbeinbogens mehrfache Differenzirungen einging.

All' dies zusammenfassend, treffen wir also die Eigenthümlichkeiten dieses wichtigen Abschnittes des Craniums nicht sowohl für sich und aus sich entstanden, sondern in Abhängigkeit und als Wirkung von äusseren Factoren, nämlich von einem Theile des Visceralskeletes und vom Labyrinthe, das durch seine Genese gleichfalls als ein von aussen her wirkender Factor erscheint.

3. *Orbital-Region.*

Die vor der Labyrinth-Region gelegene, zur Aufnahme des Augapfels und seiner Muskulatur dienende, mehr oder minder tiefe Bucht besitzt hinten und oben als Gränzmarke gegen die Labyrinth-Region einen Vorsprung, der schon von Cuvier als Postorbitalfortsatz unterschieden wurde. Darunter liegt in verschiedener Entfernung die Austrittsöffnung des Trigeminus. Die vor diesen Theilen liegende mediane Wandfläche der Orbital-Region wird von den Durchtrittsstellen des Sehnerven und der Augenmuskel-Nerven eingenommen. Die vordere Begränzung ist der vom Ethmoidalabschnitte des Craniums dargestellte seitliche Vorsprung. Dieser läuft rückwärts auf eine bis gegen den Postorbitalfortsatz fortgesetzte Kante aus, welche die Orbita überragt und medial auf die der Stirngegend entsprechende obere Fläche der Orbital-Region übergeht.

Der Binnenraum der Orbital-Region des Craniums scheidet sich durch die Sattelgrube, oder besser durch den von der Sattellehne gebildeten Vorsprung in zwei Abtheilungen. Die hintere lässt stets den Trigeminus, die vordere stets den Sehnerv zum Austritt gelangen.

Der den bemerkenswerthesten Vorsprung bildende Postorbitalfortsatz zeigt sich am häufigsten in Gestalt einer dreiseitigen, mit der Spitze lateralwärts gerichteten Pyramide. Die eine Fläche derselben sieht gegen die Orbital-Region, somit nach vorn und abwärts, die andere Fläche ist nach oben gerichtet und läuft gegen die Stirngegend aus; die dritte Fläche endlich ist nach hinten und abwärts gerichtet, sieht somit gegen die Labyrinth-Region. Die letztgenannte Fläche ist bei Heptanchus (Taf. I, Fig. 1 *Kg*) in eigenthümlicher Weise gestaltet. Sie bildet einen besonderen Vorsprung, in den gegen die Basis der Pyramide von dem seitlichen Planum der Labyrinth-Region her eine tiefe Grube sich einsenkt. Dadurch setzt sich der gegen die Spitze zu gelagerte übrige Theil der hinteren Seitenfläche scharf von der Labyrinth-Region ab. Auf Taf. XX, Fig. 8 ist jene Fläche *g* des Postorbitalfortsatzes *Po* in der Ansicht von hinten dargestellt.

Digitized by Google

Am meisten beachtenswerth ist für die genannte Fläche ihre Verbindung mit dem Oberkieferknorpel (Palato-Quadratum), welcher hier eine ausgeprägte Articulation besitzt. Da das Palato-Quadratum mit dem Unterkieferknorpel einen Bogen des Visceralskeletes (den Kieferbogen) vorstellt (siehe darüber weiter unten beim Visceralskelet), findet sich also hier zum ersten Male noch eine Verbindung dieses Bogens mit dem Cranium vor. Welche Bedeutung diese Verbindung für den Kieferbogen besitzt, soll beim Visceralskelete entwickelt werden.

Auch bei der anderen Notidaniden-Gattung ist diese Beziehung des Palato-Quadratum zum Postorbitalfortsatze vorhanden, der sogar noch mächtiger als bei Heptanchus vorspringt (Taf. I, Fig. 2 *Po*; Taf. VII, Fig. 2 *Po*). Die Abgränzung der Gelenkfläche ist jedoch bei Hexanchus minder deutlich.

Der Postorbitalfortsatz entbehrt bei allen übrigen von mir untersuchten Selachiern der geschilderten Beziehung zum Kieferbogen. Sehr bedeutend, wenn auch nicht mehr so massiv wie bei den Notidaniden, ist er bei Scymnus (Taf. I, Fig. 3), einen geringeren Vorsprung bildet er bei Acanthias und Centrophorus, bei letzterem mit abgestumpfter Spitze versehen. Bei allen bisher aufgeführten Haien entspricht der untere Theil der Basis des Fortsatzes der Stelle, wo der vordere Bogengang des Labyrinthes seine grösste Convexität besitzt. Bei Acanthias ist dieses Verhältniss am meisten bemerkbar, nämlich durch einen in die Orbita ragenden Vorsprung, den man auch bei Centrophorus erkennen kann und ebenso bei Prionodon findet. Sehr modificirt ist sein Verhalten bei Cestracion, wo er nach hinten gerichtet über der Labyrinth-Region steht. Diese findet sich in Zusammenhang mit der oben geschilderten Verkürzung der beiden hinteren Regionen des Schädels. Durch die so entstandene Verschiebung des Postorbitalfortsatzes hat bei Cestracion die Orbita sich weiter nach hinten gelagert als bei irgend einem anderen Selachier. In der Gestalt des Fortsatzes selbst gibt sich eine Verbindung mit Centrophorus zu erkennen, indem die Spitze gleichfalls abgestumpft ist. Diess erscheint in einem so hohen Grade, dass die dadurch entstandene Fläche (vergl. Taf. II, Fig. 1 *Po*) eher für eine Seite des Fortsatzes als für die aus der Abstumpfung der Spitze entstandene Fläche angesehen werden könnte, wenn nicht durch die Vergleichung mit Centrophorus der geschilderte Sachverhalt hervorginge. Abwärts läuft die Fläche wie bei Centrophorus in einen schwachen Vorsprung aus *).

*) Die Ableitung des eigenthümlichen Befundes des Postorbitalfortsatzes bei Cestracion von einem bei Centrophorus bestehenden Verhalten ist um so beachtenswerther, als das Cranium von Cestracion in vielen Beziehungen eine ziemlich isolirte Stellung einnimmt. Die aus dem An-

Digitized by Google

In der Richtung kommt er bei Galeus mit jenem von Scymnus überein, doch ist die Krümmung nach aussen und abwärts bei ersterer Gattung viel stärker und die Basis ist dünner, so dass der Fortsatz mehr wie eine gekrümmte Lamelle erscheint. Damit ist er sehr weit von dem Verhalten entfernt, das er bei den Notidaniden und den Dornhaien besitzt. Aehnlich erscheint er bei Galeus canis, viel schwächer bei Mustelus, wo er von den vorgeführten Haien am kürzesten ist. Bei Galeus verläuft auf der Oberfläche des Fortsatzes eine gegen den Hinterrand vertiefte und von einem Loche durchsetzte Rinne. Diese führt zu einer Sonderung des Fortsatzes in zwei Stücke, indem sie bei Mustelus zu einem Einschnitte umgebildet ist, der vom Hinterrande des Orbitalfortsatzes ein Stück in Gestalt einer vorspringenden Zacke trennt.

Eine eigenthümliche Bildung findet sich bei Squatina. Der Fortsatz ist stark vorwärts gerichtet und läuft in eine Lamelle aus, welche mit einer von der Ethmoidal-Region kommenden (Tafel XII, Figur 4 (dem Praeorbitalfortsatz) zusammenstösst und sich durch Bandmasse mit ihr verbindet. Medial von dieser Verbindung und etwas nach hinten zu findet sich dadurch ein grosses Loch (Taf. XII, Fig. 4 *Fo*) umschlossen, welches von der Oberfläche des Craniums schräg nach vorn in die Orbita führt. Cuvier*) erwähnt diese Oeffnung als eine Durchbohrung der Wurzel des Postorbitalfortsatzes und vergleicht sie mit der Oeffnung am Schädel der Crocodile. Bei Molin ist diese Oeffnung abgebildet, ihre laterale Begränzung wird jedoch als aus Einem Stück dargestellt angesehen, daher die Oeffnung selbst unverständlich blieb. Die richtige Auffassung findet sich dagegen im »Règne animal«**).

Eine bedeutende Rückbildung zeigt der Postorbitalfortsatz bei Prionodon, wo er wie ein dünner, schlanker Anhang des Schädels erscheint, der bei P. glaucus (Taf. II, Fig. 4 *Po*) stärker und kürzer als bei P. melanopterus sich darstellt. In dieser schlanken Form vermittelt er das Verhalten von Zygaena (Taf. IX, Figg. 1 u. 5), bei der jedoch eine mächtige laterale Längsausdehnung desselben Fortsatzes (Fig. 5, *Po*, *Po'*, *Po''*) stattfindet und zugleich eine Verbindung des distalen Endes mit dem der Ethmoidal-Region angehörigen Praeorbitalfortsatz. In dieser Verbindung trifft sich endlich eine auch auf Squatina beziehbare Einrichtung, von der ich jedoch ungewiss lassen muss, ob die Zygaenenform direct von ihr ableitbar ist. Als das Wahrscheinlichste möchte ich gelten las-

---

geführten hervorgehende Verknüpfung mit den Dornhaien lässt dagegen die Bedenken verschwinden, welche aus anderen Verhältnissen des Craniums von Cestracion entspringen könnten.

*) Leçons, Sec. ed. Tome II, p. 667.

**) Poissons. Pl. V, Figg. 1, 2.

Digitized by Google

sen, dass beide Zustände zusammen einen gemeinsamen Ausgangspunkt haben, der in der terminalen Verbindung von Post- und Praeorbitalfortsatz beruht, denn auch bei Prionodon besteht eine solche durch einen langen Bandstreifen vermittelt.

Der Knorpel des Postorbitalfortsatzes ist nahe an der Basis von Canälen durchbrochen, die wenigstens theilweise Nerven (Zweige des Ramus ophthalmicus) zum Schädeldach gelangen lassen. Bei Hexanchus treten mehrere dorsalwärts sich verzweigende Canäle durch. Bei Heptanchus läuft am unteren Rande ein zur hinteren Grube führender Canal. Weiter ist derselbe Canal bei Scymnus, und ähnliche Befunde lassen auch die anderen Haie erkennen.

Der grossen Verbreitung des Postorbitalfortsatzes bei den Haien stellen sich die Rochen gegenüber, unter denen er nur bei Trygon und Myliobatis als eine zwar ausgedehnte, aber sehr schwache Knorpellamelle und bei Raja als ein leichter Vorsprung besteht. Kaum angedeutet erscheint er bei Rhynchobatus, noch weniger bei Pristis und den Torpedines.

Die Haie besitzen also einen Fortsatz am Cranium, der bei den Rochen bis zum völligen Verschwinden rückgebildet ist. Am mächtigsten ist der Fortsatz bei jenen Haien, deren Kieferbogen sich mit ihm verbindet, indess er bei den anderen zwar noch besteht, allein entweder an Länge oder Dicke oder an beiden zugleich gemindert ist.

Die Beurtheilung dieser Thatsachen kann in verschiedener Weise geschehen. Nach der einen ist der fragliche Fortsatz eine von einer unbekannten Einrichtung stammende Bildung, die sich bei den Haien erhalten hat, vielleicht zur Oberflächenvergrösserung für Muskel-Insertionen dienend. Bei einigen — den Notidaniden — ist dieser Fortsatz in Verbindung mit dem Palato-Quadratum getreten und hat sich in Anpassung an die erworbene Articulation mächtiger gestaltet. Hier wird also der Fortsatz an sich als etwas Ererbtes gelten, er ist das Primäre, die Beziehung zum Palato-Quadratum ist das Erworbene, das Secundäre. Nach diesem Gesichtspunkte wird erstens der Fortsatz nicht erklärt, da er als gegeben vorausgesetzt wird; es wird zweitens der Kieferbogen als ursprünglich ohne diese Verbindung mit dem Cranium angenommen, da die Articulation als secundäre Erscheinung betrachtet wird, und endlich drittens wird das Verhältniss der Notidaniden zu den übrigen Selachiern nicht berücksichtigt, indem ein bei ihnen, als den niederer stehenden Formen, vorkommender Befund als eine höhere Differenzirung angesehen wird, die keine der anderen aufweist. Ist nun auch zuzugeben, dass die Weiterentwickelung eines Organs bei einer niederen Form bestehen kann, während sie bei einer höheren sistirt ist, so ergibt sich doch aus der blossen Möglichkeit einer Sache noch kein Grund für

Digitized by Google

die Annahme ihres Bestehens. Da nun nach dem eben dargelegten Verfahren für die Bildung des Fortsatzes keine Erklärung beigebracht wird, da ferner daraus nur neue Räthsel hervorgehen, wird man diesen Weg nicht für den richtigen halten können. Wir wenden uns daher zu einem anderen.

Dabei gehen wir von der Thatsache aus, dass die Notidaniden im Vergleiche mit den übrigen Haien einen niederen Organisationszustand vorstellen. Eine bei ihnen sich findende Einrichtung wird daher zu einer Prüfung nach jener Seite veranlassen. In dem gegebenen Falle handelt es sich um die Beurtheilung der Verbindung eines Bogens des Visceralskeletes mit dem Cranium, um die Frage, ob diese Verbindung eine primäre oder secundäre sei. Wenn man das Visceralskelet als ein dem Cranium zugehöriges Bogengerüste ansieht, so kann kein Zweifel sein, dass diese Zugehörigkeit sich auch durch die Verbindung äussern muss, dass also die Verbindung der einzelnen Bogen mit dem Cranium ebenso dem primitiven Zustande entspricht, wie die Ablösung der Bogen vom Cranium einen späteren, secundären Zustand ausdrückt. Wo ein Bogen mit dem Cranium sich verbunden findet, der in einem anderen Falle davon getrennt getroffen wird, da wird man den ersten Befund für den ursprünglichen halten müssen. Bei den Notidaniden sehen wir demnach in der Verbindung des Kieferbogens mit dem Cranium das Fortbestehen eines ursprünglichen, sonst nur noch für den Zungenbeinbogen sich treffenden Zustandes.

Aus dieser Verbindung mit dem Kieferbogen tritt die Bedeutung des Postorbitalfortsatzes hervor, er erscheint als ein Theil des Craniums, der sich durch jene Verbindung sonderte und in dem Maasse weiter entwickelte, als der in den Kieferbogen umgewandelte Bogen des Visceralskeletes sich mächtiger entfaltet und der neuen Function angepasst hat. Mit dieser Anpassung steht die Richtung der Articulationsfläche in Zusammenhang. Das Palato-Quadratum findet an der nach hinten gerichteten Fläche ausser der Verbindung im Allgemeinen auch eine feste Stütze, die bei der die Kiefer schliessenden und das Unterkieferstück anziehenden und nach vorn bewegenden Muskelaction in Betracht kommt.

Der vorgetragenen Deutung des Postorbitalfortsatzes steht noch ein Verhältniss im Wege, nämlich der Ursprung jenes Fortsatzes hoch oben am Cranium, wodurch die Oberfläche des Fortsatzes mit dem Schädeldache in ein Niveau zusammenfällt. Die primäre Verbindung eines Visceralbogens mit dem Cranium kann nicht an einer solchen Stelle stattgefunden haben, zumal dieselbe weit über den Austrittsstellen der bezüglichen Nerven liegt. Der hieraus entspringende Einwand müsste Geltung haben, wenn nicht aus dem Verhalten des

Digitized by Google

Bogens selbst eine Erklärung sich finden liesse. Diese entnehme ich der mächtigen Entfaltung der beiden Stücke des Kieferbogens (vergl. Taf. X, Figg. 1, 2, durch welche ein Emporrücken der Gelenkstelle erfolgt sein wird. Wenn ich daher den Postorbitalfortsatz als solchen als einen vom Cranium aus entfalteten Stützapparat des Oberkieferknorpels betrachte, so sehe ich in seiner Lagerung nicht mehr den ursprünglichen Zustand, sondern eine durch die Entfaltung des Kieferbogens bedingte umgewandelte Einrichtung, die von einer ursprünglich tiefer gelegenen Articulationsstelle her höher empor stieg.

Für die übrigen Haie müssen mit der Ablösung des Palato-Quadratum vom Cranium compensatorische Einrichtungen aufgetreten sein, die zum Theil in der Muskulatur zu suchen sein werden. Zum Theil lassen sie sich schon in der viel geringeren Volumsentfaltung der Kiefer erkennen, sowie in der Ausbildung einer anderen bei den Notidaniden bereits angelegten Articulationsstelle zwischen der Basis des Craniums und dem Palato-Quadratum. Wenn die bei den Haien sich vollziehende Trennung des Palato-Quadratum vom Schädel die Reduction des Postorbitalfortsatzes einleitet, so wird daraus zugleich die weitere Rückbildung jenes Fortsatzes bei den Rochen verständlich, auf welche die Kieferbogen-Verbindung sich nicht mehr vererbt hat.

Die Gestaltung der medialen Wandfläche der Orbital-Region ist theils durch die sie durchsetzenden Oeffnungen, theils durch Vorsprünge verschiedenartig beeinflusst. Ebenso wird die Ausdehnung dieser Fläche aufwärts und abwärts wiederum durch Vorsprünge beherrscht. Ein oberer, zugleich die Stirnfläche lateral ausdehnender Vorsprung bildet über die Orbita ein Dach, welches vom Postorbitalfortsatz meist mit concavem Rande bis zur Ethmoidal-Region ausläuft. Sehr bedeutend ist dieses Dach bei Hexanchus. Indem seine untere Fläche ganz allmählich zur tiefsten Stelle der Orbita sich herabsenkt, entspricht der grösste Theil jener Fläche der medialen Orbitalwand, wie durch die ihr angelagerten Gebilde, wie Nerven etc. bezeugt wird. Weniger vorspringend erscheint das Orbitaldach bei Heptanchus, wo dem entsprechend die Orbitalwand eine senkrechte Stellung besitzt. Aehnlich verhält sie sich bei Scymnus. Durch bedeutenderen Vorsprung des Daches vertieft sich dagegen die Orbita bei Acanthias und Centrophorus; bei letzterem ist die von dem Postorbitalfortsatze beginnende sehr dünne Dachlamelle aufwärts umgekrempt, so dass sie auf der Stirn eine längs der ganzen Orbital-Region verlaufende starke Vertiefung begränzt. Von der Vertiefung besteht eine Andeutung bei Acanthias. Durch bedeutende Annäherung eines von der Ethmoidal-Region her nach hinten und aussen gerichteten Vorsprunges gegen den Postorbitalfortsatz wird bei Cestracion (Taf. II, Fig. 1) das knorpelige Orbitaldach wesentlich durch diese beiden

Digitized by Google

Vorsprünge gebildet. Ein halbkreisförmiger, oben beide von einander trennender Ausschnitt ist durch eine straffe Membran verschlossen (vgl. Taf. XII, Fig. 3).

Die geringe Dicke des Postorbitalfortsatzes bei Galeus lässt denselben hier wie einen verlängerten Theil der dünnen Lamelle erscheinen, welche die Decke der tiefen und weiten Orbita bildet. Diese Decke ist besonders nach vorn zu verbreitert und läuft auf einen von der Ethmoidal-Region abgesetzten Fortsatz aus, der als Praeorbitalfortsatz bezeichnet wird. Galeus und Mustelus sind auch im Verhalten des Orbitaldaches nur wenig unterschieden. Dagegen fehlt diess Orbitaldach gänzlich bei Prionodon, und die Orbitalfläche läuft abgerundet auf die Stirnfläche aus. Minder deutlich ist das Orbitaldach bei den Rochen entwickelt, am meisten noch bei Raja, Trygon, wenig bei Rhynchobatus. Es fehlt ganz bei Pristis und Torpedo.

Nach vorn zu läuft das Orbitaldach auf die Ethmoidal-Region aus und zwar in einen leistenförmigen Wulst, der wenig bei den Notidaniden, mehr bei Scymnus und den Dornhaien vorragt. Dieser Wulst mag als Praeorbitalleiste bezeichnet werden. Eine besonders bei Acanthias und Centrophorus an der Umbiegestelle nach abwärts gelegene Protuberanz will ich als Praeorbitalvorsprung bezeichnen (vergl. Taf. VII, Figg. 4, 5; Taf. VIII, Fig. 1 *Pr*). Dass dieser Theil mehr der orbitalen als der ethmoidalen Region, welcher er bei den Notidaniden benachbarter liegt, angehört, ist bei Centrophorus calceus zu ersehen, wo er von den Nasenkapseln weit nach hinten entfernt liegt (Tafel XVI. Fig. 1 *Pr*).

Die vorhin als Praeorbitalfortsatz bezeichnete Bildung zeigt bei den Selachiern ausserordentlich mannichfaltige Verhältnisse, welche nur durch die Berücksichtigung des Ramus ophthalmicus und seiner Zweige in Zusammenhang zu bringen sind. Da hiebei auch ein Theil des ethmoidalen Abschnittes des Craniums in Frage kommt, wird das hieher Bezügliche schon bei dem orbitalen Abschnitte berührt werden müssen, daher es weiter unten bei den Nerven der Orbita besprochen werden soll.

Bezüglich der unteren basalen Abgränzung der Orbita bieten sich sehr wichtige und für das Verständniss des gesammten Craniums bedeutungsvolle Verhältnisse dar, denen wir eine ausführliche Prüfung widmen müssen. Die Orbita der Notidaniden entbehrt abwärts eines von Seite des Craniums gebildeten Abschlusses. Vorn bildet der ethmoidale Abschnitt, wie auch sonst, eine Gränze, aber etwas hinter und unter denselben senkt sich die Orbitalwand zur Unterfläche des Craniums herab. In beiden Gattungen geht die wie bei allen Selachiern noch die Schädelhöhle umschliessende Scheidewand der beiden Orbitae vorn in einen concaven Ausschnitt über, der nach oben gegen die Ethmoidal-

Digitized by Google

Region emporsteigt, nach hinten dagegen steil abfällt. Das hintere oder untere Ende dieses Ausschnittes stösst mit der Basis des hinteren Abschnittes der medialen Orbitalwand zusammen, und diese setzt sich unmittelbar auf die Unterfläche der Labyrinth- und der Occipital-Region fort. Man vergleiche hierüber die auf Taf. I in Figg. 1 u. 2 gegebenen bildlichen Darstellungen. Die untere Fläche des gesammten Craniums liegt dem Gesagten zufolge nichts weniger als in Einer Ebene. Wenn wir davon absehen, was schon oben bezüglich der Labyrinth-Region bemerkt wurde, so lassen sich an der Grundfläche zwei Abschnitte unterscheiden, ein hinterer, bis zur Mitte der Länge der Orbital-Region nach vorn reichend, und ein vorderer, von da an beginnend. Der hintere endigt vorn mit einem bedeutenden Vorsprunge, demselben Theile, von dem der oben erwähnte Ausschnitt bogenförmig emporsteigt. Diesen Vorsprung will ich als Basalecke *B* bezeichnen. Der über der Basalecke durch die Incisur gebildete einspringende Winkel beträgt bei Heptanchus ca. 115°; bei Hexanchus ca. 135°; der Vorsprung der Basalecke bei Heptanchus ca. 100°, bei Hexanchus ca. 102°. Demnach ist Basalecke und Basalwinkel (d. h. der Ausschnitt) bei Heptanchus mehr, bei Hexanchus minder ausgeprägt.

Der die Basalecke tragende Theil des Craniums setzt sich bei Heptanchus schmal nach hinten fort und beginnt erst kurz vor der Labyrinth-Region sich zu verbreitern. Bei Hexanchus tritt die Verbreiterung früher auf, dagegen beginnt vor der Labyrinth-Region eine Verschmälerung, auf welche an der letztgenannten Region eine bedeutendere Breitenentfaltung folgt. Die Basalfläche des Craniums ist daher bei Heptanchus vorn mehr durch eine abgerundete Kante vorgestellt und auch bei Hexanchus, obwohl viel ansehnlicher, doch im Vergleiche zum Gesammt-Cranium gering. Durch die seitliche, hinter der Basalecke beginnende Verbreiterung der Basis wird bei Hexanchus für den hinteren Abschnitt der Orbita eine schwache untere Abgränzung dargeboten.

Die Basalecke nimmt bei den übrigen Haien noch bedeutender ab. Bei Acanthias und Centrophorus ist der von ihr gebildete Winkel auf 140—150° gestiegen. Noch mehr beträgt er bei Scymnus (vergl. Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Figg. 2, 3). Die von der Basalecke aus nach hinten zu verlaufende Basalfläche ist bei Acanthias und Scymnus (Taf. XVII, Fig. 4) längs des orbitalen Abschnittes wenig, bei Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1) etwas mehr verbreitert; in demselben Maasse erhält der hintere Abschnitt der Orbita einen Boden.

Gänzlich verschwunden ist die Basalecke bei Cestracion*). Die Verbrei-

*) Wenn Owen von Cestracion sagt: »The Cestracion, so interesting from its early introduction into the seas of this planet is not so far advanced in the Cranial developpment as in

Digitized by Google

terung der orbitalen Basalfläche ist dabei gewachsen (Taf. XVII, Fig. 5, *Bp*), und durch Anreihung der Fläche nach vorn ist der Orbitalboden vervollständigt, so dass nur ganz vorne gegen die Ethmoidal-Region eine schmale Strecke in der untern vordern Orbitalwand offen erscheint.

Dieser durch Ausdehnung der Basalfläche zur Herstellung einer Basalplatte *Bp* und zum Verschwinden der Basalecke führende Vorgang steigert sich bei Prionodon, Mustelus und den Scyllien. Diese besitzen eine ausserordentlich verbreiterte untere Orbitalwand, durch eine lateral dünn auslaufende Knorpellamelle gebildet (Taf. VIII, Fig. 4—6 *Bp*). Sie liegt im Wesentlichen in einem Niveau mit der Basalfläche der Labyrinth- und Occipital-Region und ist seitlich meist etwas aufwärts gebogen. Die bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus lange Strecke, an der die Orbitalwand von der Basalecke zu dem Basalausschnitte herablief, ist bei den vorhergenannten durch eine kurze, halb vom Vorderrand des Orbitalbodens begränzte Stelle repräsentirt, so dass daraus der Zusammenhang mit den anderen Formen noch deutlich erkennbar, und auch die Stelle nachweisbar bleibt, an welcher die Basalecke bestanden haben muss. Ebenso ist in der seichten, genau der offenen Stelle des Orbitalbodens entsprechenden Einsenkung der Basalfläche des Craniums noch der Basalausschnitt der Notidaniden zu erkennen. Während er jedoch bei der letzteren an einem schmalen Theile des Craniums sich zeigte, ist die betreffende Stelle bei Galeus und Genossen ausnehmend verbreitert, und damit ist nicht weniger ein Theil des für den Notidanus-Schädel Charakteristischen verloren gegangen als durch die Verflachung des Ausschnittes selbst.

Von dem ethmoidalen Abschnitt des Craniums ist die in die laterale Basalplatte auslaufende Basalfläche durch eine transversale Einsenkung getrennt, welche schwach bei Mustelus und Galeus, bedeutender bei Prionodon *)

---

the more modern Squatina«, so möchte ich gerade das Gegentheil behaupten, und nicht etwa bloss bezüglich der Basalverhältnisse des Craniums.

*) Vom Rande der Basalplatte erstreckt sich eine besonders hinten sehr starke Membran, theils zum Hyomandibulare, theils zum Palato-Quadratum. Bei Prionodon glaucus finde ich einen Theil derselben zu einem starken Bande differenzirt (Taf. II, Fig. 4). Längs des Randes der Basalplatte lagern kleine Knorpelstückchen. Die hinteren vermisse ich bei Pr. melanopterus, das vorderste dagegen, unmittelbar hinter dem Basalausschnitte gelegen, ist viel ansehnlicher als bei Pr. glaucus. Die Bedeutung dieser Knorpelchen ist nicht sicher zu stellen. Sie als abgelöste Theile der Basalplatte zu betrachten, wäre nur eine Meinung, aber keine Erklärung, denn es ist nicht zu ersehen, wodurch diese Trennung zu Stande gekommen wäre, zumal ein primärer Zusammenhang mit dem Cranium nicht verständlich ist. Eine andere Auffassung dieser Knorpelstückchen soll bei den »Spritzlochknorpeln« Berücksichtigung finden.

Digitized by Google

(Taf. II, Fig. 4) und noch mehr bei Zygaena entfaltet ist. Bei den letzteren bildet die Ethmoidal-Region einen vor der Orbital-Region sich tief herabsenkenden Abschnitt. Für diese Verhältnisse verweise ich auf die seitlichen Ansichten, wie auf die sagittalen Durchschnittsbilder. Es entsteht für dieses Verhältniss die Frage, ob in ihm eine neue Erscheinung oder nur die Modification eines bei allen Haien bestehenden Zustandes gegeben sei. Jene untere, basale Einbuchtung ist nun in der That zurückzuführen auf den bei den Notidaniden vor der Basalecke liegenden Ausschnitt und auf eine ähnliche schwächere Buchtung, die bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus vorkommt. Fände sich für die fragliche Stelle eine Verbreiterung, ähnlich wie sie schon bei Mustelus besteht, oder noch mehr bei Prionodon, so würde daraus eine mit letzterm ziemlich übereinstimmende Form hervorgehen. Die Verbreiterung bei Mustelus, Galeus und Prionodon hängt aber mit der bedeutenden Ausdehnung des bezüglichen Abschnittes der Schädelhöhle zusammen, und dieser mit der Ausdehnung des ihn ganz füllenden Vorderhirns, so dass also die basale Quervertiefung schliesslich mit einer umfänglicheren Gestaltung eines Hirnabschnittes im Zusammenhange steht.

Eine viel niedere Stufe als die Cranien der letzt betrachteten Gruppe nimmt der Schädel von Squatina ein. Die Basalecke (Taf. V, Fig. 6 *B*) besteht hier noch als bedeutender Vorsprung, von dem ein Ausschnitt zur breiten Ethmoidal-Region hinaufführt. Wenn darin nähere Beziehungen zu den Notidaniden liegen, so werden diese durch andere Differenzirungen wieder etwas abgeschwächt, nämlich durch die bedeutende Verbreiterung des seitlichen Theiles der Basalecke, welcher eine Basalplatte und dadurch den Boden der Orbita bilden hilft. In der Form der Basalecke, sowie in der durch einen tiefen Einschnitt hervorgebrachten Verschmälerung der Basis cranii bleiben immer bemerkenswerthe Aehnlichkeiten mit Hexanchus. Sie werden um so höher anzuschlagen sein, als bei keinem der untersuchten Haie eine derartige Annäherung an die Notidaniden sich fand.

Mit dem Auftreten der Basalplatte verknüpft sich eine eigenthümliche Durchbrechung des Bodens der Orbita. Schon bei der nur geringer entfalteten Basalplatte von Cestracion ist ein Loch vorhanden, dessen ich oben gedacht habe (Taf. II, Fig. 1 *ð*). Dieselbe Oeffnung findet sich von geringer Grösse bei Mustelus, Galeus (Taf. 2, Fig. 2 *ð*) und den Scyllien. Sehr bedeutend dagegen ist die Oeffnung bei Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *ð*), wo die Basalplatte (*Bp*) auf eine die ovale Oeffnung umziehende Knorpellamelle reduzirt erscheint. Das Loch hat dabei eine schräge Stellung. Dadurch knüpft sich der Befund von Zygaena näher an. Hier liegt das Loch nicht mehr in der Platte selbst, sondern ist

Digitized by Google

weiter nach hinten auf die breite massive Wurzel des Hyomandibulargelenkes gerückt. Es liegt so am Ursprunge der Basalplatte von diesem seitlichen Schädelfortsatze. Auf Taf. IX, Fig. 5 ist eine Sonde *b* eingeführt. Bei anderen Haien habe ich nichts hierher Bezügliches beobachtet, und die Frage, ob die bei Raja bestehende Durchbrechung des das Hyomandibulargelenk tragenden Fortsatzes hieher bezogen werden kann, muss ich verneinend beantworten.

Wenn ich hieran die Rochen anknüpfe, so geschieht es weniger der Uebereinstimmung als des Gegensatzes wegen, der bei der nicht selten angenommenen grossen Verwandtschaft mit Squatina wichtig ist.

Die bei allen Haien wenigstens noch in einer Andeutung erkennbare Basalecke ist bei den Rochen vollständig verschwunden, da selbst die leichte Einbuchtung, die ich oben als Spur einer vorzüglich den Notidaniden zukommenden Einrichtung des Schädelbaues nachgewiesen habe, nicht mehr vorkommt. Die in den hinteren Abschnitten des Craniums schon bei den Haien gewonnene ebene Fläche der Basis setzt sich bei den Rochen unter der ganzen Orbital-Region nach vorn fort und erstreckt sich ohne Unterbrechung zur Ethmoidal-Region. Vergleiche die auf Taf. VI gegebenen Abbildungen von sagittalen Durchschnitten. Diese Fläche ist bei Rhynchobatus von hinten nach vorn zu leicht gewölbt. Die Wölbung kann aber nicht als Andeutung der Basalecke betrachtet werden, da sie vor der Orbital-Region liegt und genau der Ethmoidal-Region entspricht. Schwach concav ist die gesammte Basalfläche bei Raja und Torpedo, mehr fällt sie bei Trygon nach vorn an der Ethmoidal-Region ab, indem die letztere, wie schon bei Raja angedeutet, über das Niveau der Schädelbasis sich herabsenkt. Diess ist am bedeutendsten bei Myliobatis der Fall, wo die Ethmoidal-Region fast rechtwinkelig gegen die Basis cranii abwärts gekrümmt ist. Mit diesem bei Trygon sehr auffallenden Verhalten verbindet sich eine neue Beziehung zum Oberkieferknorpel, der sich gegen die Winkelkrümmung des Craniums einlagert. In dem Verhalten selbst besteht einige Aehnlichkeit mit der ethmoidalen Absenkung von Prionodon und Zygaena. Von dem bei den Haien durch Verbreiterung der Basalecke entstandenen Orbitalboden ist gleichfalls nichts mehr vorhanden. Bei Rhynchobatus und Pristis begränzt zwar eine schwache Leiste die mediale Orbitalwand und sondert sie von der Basalfläche. Aber auch darin kann nur eine secundäre Bildung und kein Rest des Orbitalbodens der Haie erkannt werden, da sich die Leiste continuirlich nach vorn bis zum Nasenknorpel verfolgen lässt. Bei Torpedo endlich geht die mediale Orbitalwand mit einer Abrundung in die Basalfläche über.

Durch diese Veränderungen wird vor Allem eine bedeutende Gleichartigkeit des Verhaltens der einzelnen Regionen an der Schädel-

Digitized by Google

basis hervorgerufen, und mit dieser Nivellirung der Basalfläche geht bei den Rochen eine neue Schädelform hervor, so dass das fürs Einzelne die Sonderung aufhebende Moment fürs Ganze wieder eine neue Sonderung mit der neuen Form hervorbringt.

An den Nivellirungsvorgang knüpft sich die Auflösung einer Verbindung des Oberkieferknorpels mit dem Cranium, die schon neben der nur den Notidaniden zukommenden andern Articulation besteht, allein in viel grösserem Maasse, nämlich bei allen Haien, verbreitet ist. Durch eine verschieden geformte Gelenkfläche trägt diese zweite Articulation zur Sculptur der Aussenfläche des Schädels nicht wenig bei, und ebenso kommt sie bei den Veränderungen in Betracht, welche das Cranium für die einzelnen Abtheilungen erleidet.

Diese andere Articulation mag als Palato-Basal-Verbindung unterschieden werden. Von Seiten des Palato-Quadratum ist an ihr ein besonderer Fortsatz betheiligt, der aufwärts und dabei mehr oder minder nach hinten gerichtet auf der vom Cranium gebotenen Gelenkfläche sich bewegt.

Die Gelenkfläche liegt an der Seite der Basalecke. Heptanchus besitzt sie in Gestalt einer etwas schräg abwärts gerichteten Rinne (Taf. I, Fig. 1 *mg*), deren hinterer (lateraler) Rand bedeutend vorspringt und selbst noch in die Articulation mit einbezogen ist. Bei Hexanchus (Fig. 2) verhält sich die Rinne in gleicher Weise, allein der laterale Rand bildet einen bedeutenderen Vorsprung, entsprechend der Verbreiterung, welche der vordere, dicht hinter der Basalecke befindliche Theil der Basis cranii erfahren hat.

Minder deutliche Ränder besitzt die gleichfalls noch rinnenartige Gelenkfläche bei Acanthias und Scymnus; bei Centrophorus ist dagegen der seitliche Rand unten verbreitet, und auf denselben erstreckt sich hier die schärfer abgegränzte Basis cranii.

In hohem Grade modificirt ist die Gelenkeinrichtung bei Cestracion. (Vergl. Taf. II, Fig. 1). Die bei den vorher betrachteten Haien fast senkrechte Rinne ist in eine der horizontalen genäherte schräge Richtung getreten und verläuft vom Vorderrand der Orbita gegen die hier sehr lang ausgezogene Ethmoidal-Region hin (*mg*). Der hintere Rinnenrand ist zu einem untern geworden. Er läuft nach hinten auf den Rand des Orbitalbodens und trägt auf seiner Unterfläche die hier weiter als bei anderen Haien nach vorne ausgedehnte Basalfläche des Craniums. Wenn man sich die Gelenkrinne bei Centrophorus in schrägere Lage gebracht vorstellt, so dass sie weiter nach vorne zu ausläuft, lässt sich das bei Cestracion bestehende Verhalten von jenem ableiten, und es bedarf nur einer genauen Vergleichung der bezüglichen Bildungen, um bei Cestracion eine Modification der allen anderen Haien, besonders den Dornhaien zukommenden

Digitized by Google

Organisation auch in dem fraglichen Theile zu erkennen. Diese Modification bei Cestracion gründet sich auf die enge und feste Verbindung des Palato-Quadratums mit dem Cranium, welches in der genannten langen Rinne (*mg*) eine ansehnliche Verbindungsfläche darbietet. Für diese Verbindung des Craniums mit dem Palato-Quadratum s. Fig. 3 auf Taf. XII. Eine sehr straffe Bandmasse vereinigt es nicht nur mit den Rändern der Rinne, sondern auch mit dem vordern Abschnitte des Craniums.

Die bei Cestracion schräg gerichtete Gelenkrinne ist bei Squatina in derselben Lagerung vorhanden; sie findet sich jedoch hier auf jener vorn mit der Basalecke endigenden Knorpelplatte, deren hinterer seitlicher Theil den Boden der Orbita mit bilden hilft. Die Rinne befindet sich dadurch im vorderen Theil der Orbita, zum Theil sogar an der medialen Wand derselben. Würde die Rinne von Cestracion tiefer und breiter sein, so würde daraus das Verhalten von Squatina hervorgehen, wenn der die Rinne von oben begränzende der Ethmoidal-Region angehörende Knorpel zugleich in ein breites Dach der Orbita ausgezogen wäre.

In einen blossen Ausschnitt ist die Rinne bei Galeus und Prionodon (Taf. II, Fig. 4 *mg*) umgewandelt. Der Ausschnitt liegt am Vorderrand des Orbitalbodens, zieht sich von da medianwärts und nach vorn gegen den offenen Theil der Orbitalwand und läuft an der untern Seite der Nasenkapsel in eine schräg abwärts steigende Fläche aus. Die letztere gehört der Rinnenbildung in so fern an, als der erwähnte Palato-Quadrat-Fortsatz dort gleichfalls sich bewegt. Mustelus und die Scyllien theilen das Verhalten von Galeus.

Allen Rochen fehlt die geschilderte Gelenkbildung am Cranium, wie auch der Palato-Quadrat-Knorpel des zur Articulation dienenden Fortsatzes entbehrt. Die ganze Einrichtung wird also als rückgebildet zu betrachten sein.

Es ist oben (S. 56) für das Visceralskelet die Verbindung der Bogen desselben mit dem Cranium postulirt worden, und für den Kieferbogen wurde eine solche Verbindung bei den Notidaniden aufgedeckt. Nach der Vorführung der Palato-Basal-Verbindung erhebt sich die Frage, wie sich die letztere zu jener anderen Kiefer-Articulation verhalte, und ob derselben nicht die Priorität streitig gemacht werden könne. Es ist zwar oben schon versucht worden, der Postorbital-Articulation des Palato-Quadratum auf Grund der Verbreitung des Postorbital-Fortsatzes die Bedeutung einer primitiven Verbindung zu sichern, allein die Sache bedarf jetzt bei der Concurrenz der Palato-Basalverbindung einer nochmaligen Berücksichtigung. Zuerst ist es die Verbreitung der letztgenannten Kiefer-Verbindung bei allen Haien, welche gegen das beschränktere Vorkommen der Postorbital-Verbindung ins Gewicht fällt, dann ist es

Digitized by Google

zweitens die Lage an der Basis cranii, die der Auffassung einer hier bestehenden ursprünglichen Verbindung eines Bogens des Visceralskeletes scheinbar günstig ist.

Diesen Thatsachen müssen folgende Erwägungen zur Prüfung ihres Werthes dienen. Was die Verbreitung betrifft, so kann diese zwar nicht bestritten werden, allein in der Art der so verbreiteten Gelenkverbindung liegt etwas der daraus abzuleitenden Auffassung entgegen Stehendes. Das ist die mit Ausnahme von Cestracion allgemein bestehende bedeutende Verschiebbarkeit des betreffenden Fortsatzes in der Gelenkrinne. Dieser Verschiebbarkeit ist der Bandapparat angepasst; er besteht meist aus einem weiten Kapselbande, welches von dem Ende jenes Kieferfortsatzes ausgeht und meist einen mächtig entwickelten Faserstrang enthält. Sowohl in dem zugespitzt auslaufenden Fortsatze, wie in der ihn nur zum kleinsten Theile umschliessenden Rinne findet sich kein Verhältniss gegeben, welches auf eine hier einmal bestandene innigere Verbindung schliessen liesse, eine solche nämlich, die einem Skeletbogen eine Stütze geboten hätte. Desshalb ist das Argument der Verbreitung nicht vollgültig, und in der bei den Notidaniden, besonders bei Heptanchus, bestehenden Stützvorrichtung ist trotz der Beschränkung ihres Vorkommens eine viel mehr auf das ursprüngliche Verhalten hinweisende Einrichtung zu ersehen, als in dem Palato-Basalgelenk, welches damit in die Reihe der Anpassungen tritt. Ein ferneres Argument für die secundäre Natur des genannten Gelenkes ist die weit nach vorn gerückte Lage, durch die es von der Austrittsstelle des zum Kieferbogen gehörigen Nerven entfernt ist, indess die Postorbitalverbindung genau der Austrittsstelle dieses Nerven entspricht. Dazu kommen noch andere Gründe aus dem Verhalten des Palato-Quadratums selbst, worüber beim Visceralskelet zu handeln sein wird.

Mit der Orbital-Region steht bei den Selachiern ein Fortsatz in Verbindung, der von der Orbitalwand zum Bulbus oculi sich erstreckt und mit verbreitertem Ende nach hinten von der Eintrittsstelle des Sehnerven mit der Sclerotica articulirt, die letztere besitzt an der Verbindungsstelle eine Verdickung ihres Knorpels. Durch diesen zum Bulbus sich stielartig verhaltenden Knorpel kommt für ersteren eine Art von Stütze zu Stande, die den Bulbus bei der lockeren Verbindung mit der Endplatte in seinen Bewegungen nicht beeinträchtigt. Dieser Augenträger hat bei den Haien eine mehr cylindrische Gestalt, ist an seiner Basis etwas schmächtiger als gegen das Ende, welches bei den Notidaniden keulenförmig gestaltet ist (vergl. Taf. I, Fig. 2 *os*). Bei den Rochen ist er dagegen verbreitert, sehr breit und dabei dünner bei Raja (Taf. III, Fig. 2 *os*), wo die terminale Platte (*os'*) rhomboidal geformt erscheint. Bei Torpedo ist er am Anfang breit und läuft allmählich in Cylinderform aus (Taf. III,

Digitized by Google

Fig. 3 *os*. Das Gewebe dieses Knorpelstiels geht in jenes des Craniums unmittelbar über. Die Beschaffenheit des Knorpels ist am Stiele etwas weicher, wie auch die Kalkkruste der Schädelwand nicht auf den Stiel übergeht. Durch die erst erwähnte Eigenthümlichkeit setzt sich an der Basis des Stiels ein Stück ab, welches durch seine festere (aber gleichfalls der Kalkkruste entbehrende) Beschaffenheit mehr zum Schädel als zum Stiele zu gehören scheint. Es bildet eine Art Fortsatz der Orbitalwand, auf welchem der weichere Stiel entspringt. Bei gewaltsamer Abtrennung des Stieles löst er sich von diesem Fortsatze. Diese Befestigungsstelle ist bei allen Selachiern übereinstimmend. Sie findet sich stets vor der Austrittsstelle des Trigeminus und hinter jener des Opticus. Bald liegt sie genau in der Mitte, bald der einen oder der anderen Stelle näher*). In unmittelbarer Nähe der Ursprungsstelle des Stieles findet sich eine kleine Oeffnung in der Schädelwand, durch welche der N. oculomotorius (*om*) austritt.

Dass dieser knorpelige Augenträger genetisch nicht zum Auge gehört, dürfte wahrscheinlich sein. Er wird also zum Kopfskelet gerechnet werden müssen, und da fragt es sich, ob er eine Differenzirung der Orbitalwand vorstellt, also einen Theil des Craniums bildet, oder ob er nicht vielmehr ursprünglich einen Theil des Visceralskeletes vorstellte, der mit der paläontologischen Entstehung des Bulbus zu diesem in Beziehungen trat und damit in anderer Verwendung sich fort vererbte, indess seine Fortsetzung zu Grunde ging. Ich werfe das als eine Frage auf, die mindestens in der Form der aufgeführten Alternative bei der Prüfung dieses eigenthümlichen Organs einem entgegentritt, für deren Beantwortung jedoch die Acten noch keineswegs spruchreif sind. —

Mit der Austrittsstelle des Trigeminus verknüpfen sich gleichfalls mancherlei Einrichtungen. Die Oeffnung *Tr* durchsetzt die Schädelwand meist in querer Richtung, sieht aber dabei etwas nach vorn. Sie liegt stets unter der Basis des Postorbitalfortsatzes, dessen untere Kante gegen den hinteren Rand des Loches abwärts steigt. Dieses Verhalten ist bei Hexanchus, Acanthias und Centrophorus am ausgeprägtesten. Wo die Oeffnung, wie bei Scymnus, etwas weiter nach hinten lagert, besitzt die genannte Kante eine schräg nach hinten verlaufende Richtung. Sehr weit nach innen, in medialer Richtung von der Kante entfernt findet sich die Oeffnung bei Cestracion.

*) Dem Trigeminusloche näher finde ich den Augenträger befestigt bei den Notidaniden, den Dornhaien und bei Scymnus. Bei Cestracion fügt sich der Stiel, anstatt auf einen Fortsatz, in eine Grube ein. Sehr nahe liegt er bei Acanthias der Durchtrittsstelle des Trigeminus. Ebenso bei Galeus etc. Bei Raja ist er gleichweit von Trigeminus und Opticus entfernt, bei Torpedo liegt er dem Opticus näher, noch mehr bei Rhynchobatus.

Digitized by Google

Auch bei Squatina ist diese Lageveränderung ausgedrückt. Sie führt zu der bei Mustelus, Galeus, Prionodon, Zygaena und den Scyllien bestehenden Lage, in der die Beziehung zum Postorbitalfortsatz verschwunden ist. Allgemein trifft sich das bei den Rochen. Dass die Oeffnung bei Prionodon, Mustelus etc. auch noch den Facialis durchlässt, ist oben (S. 46) schon erwähnt worden.

Vom oberen Rande des Trigeminusloches aus zieht eine seichte Furche aufwärts gegen das Orbitaldach. Sie birgt den Ramus ophthalmicus. Bei Hexanchus führt die Furche unter einer dicht vor dem Trigeminusloche gelegenen Knorpelspange (Taf. I, Fig. 2) hindurch und tritt erst dann unter dem Orbitaldache nach vorn. Der R. ophthalmicus durchbohrt also hier ein gesondertes Stück der Schädelwand. Das darf als wichtig gelten, weil es einen Theil der Begründung der Deutung des R. ophthalmicus als R. dorsalis liefert. Der Nerv bietet also wenigstens auf einer Strecke das Verhalten dar, welches die Rami dorsales des Glossopharyngeus und Vagus aufweisen, nämlich den Verlauf durch den Knorpel des Craniums.

Die Dornhaie, sowie Heptanchus und Scymnus entbehren der Knorpelspange über dem Ramus ophthalmicus, welcher vom Foramen trigemini aus einfach längs der Orbitalwand verläuft. Ebenso verhält es sich bei Squatina, wie bei allen untersuchten Rochen. Dagegen sind bei einer Gruppe von Haien bedeutendere Veränderungen gegeben, indem der Ramus ophthalmicus nicht mit dem Stamme des Trigeminus austritt, sondern gleich innerhalb der Schädelhöhle schräg aufwärts steigt, um über und etwas vor der Trigeminusöffnung die Orbitalwand schräg zu durchbohren. Dem Ramus ophthalmicus kommt somit eine besondere Austrittsstelle zu (*Tr'*). Dieses Verhalten finde ich bei Zygaena (Taf. IX, Fig. 5), Prionodon, Galeus (Taf. II, Fig. 2; Taf. XI, Fig. 3), Mustelus und den Scyllien. Zygaena besitzt die Austrittsstelle innen gleich über dem Trigeminusstamme, sie stellt einen schrägen Canal vor. Bei Galeus und Mustelus ist die Oeffnung am weitesten vom Foramen trigemini entfernt.

Für das Verhalten der Austrittsstelle des Ramus ophthalmicus zur Schädelwand ergeben sich somit dreierlei Zustände. 1) Er tritt mit dem Trigeminusstamme nach aussen und bleibt in offenem Verlaufe an der Orbitalwand. 2) Er tritt mit dem Trigeminusstamme nach aussen, durchbricht aber sofort wieder ein Stück der Orbitalwand, um erst alsdann den offenen Verlauf fortzusetzen; endlich 3) sondert er sich schon innerhalb der Schädelhöhle vom Trigeminusstamme und gelangt näher oder entfernter vom Foramen trigemini die Orbita durchbohrend zur äusseren Orbitalwand. Vereinigen wir hiemit die Thatsache, dass der genannte Nerv in allen Fällen nach seinem Eintritte in die Orbita

Digitized by Google

wiederum den Schädelknorpel durchbohrt, um eine längere oder kürzere Strecke in einem Knorpelcanal zu verlaufen, so kann daraus auf einen ursprünglich gänzlich im Schädelknorpel stattfindenden Verlauf des Nerven geschlossen werden. Je nachdem die innere gegen die Schädelhöhle gerichtete oder die äussere, der Orbita zugewendete Wand des den Nerven umschliessenden Canals schwand, erhielt der Nerv auf der betreffenden Strecke einen entweder gegen die Schädelhöhle oder gegen die Orbita offenen Verlauf. Wendet man diese Auffassung auf die drei Fälle an, so ist im ersten Falle die ganze Orbitalstrecke des hypothetischen Canales geschwunden, und der Nerv ist von seinem Abgang vom Stamme aus offen gelegt (Heptanchus, Scymnus, Cestracion, Dornhaie, Rochen). Im dritten Falle ist der Anfangstheil des Canals seiner Wand gegen die Schädelhöhle verlustig geworden, und vom Endtheile des Canals ist gleichfalls eine Strecke, aber nach der Orbita zu durchbrochen (Nictitantes, Scyllien). Im zweiten Falle besteht wie im ersten kein medialer Durchbruch der Wand, aber ein lateraler ist vorhanden, beginnt jedoch nicht schon an der Austrittsstelle, sondern erst jenseits derselben, so dass von der äusseren Wand des Canals noch ein Rest in Gestalt einer schmalen knorpeligen Brücke oder Spange fortbestehen bleibt (Hexanchus).

Wir können also diese verschiedenen Durchtrittsverhältnisse des sogenannten ersten Astes des Trigeminus durch die Annahme eines ursprünglich durchaus im Schädelknorpel stattfindenden Verlaufes des genannten Nerven erklären, und dieser Zustand repräsentirt den der Indifferenz, von welchem aus die sonst unter sich nicht verständlichen Befunde abgeleitet werden können. Jene Annahme ist eine berechtigte, denn sie erklärt und verknüpft sonst ganz unerklärliche Befunde. Sie ist aber auch noch ferner begründbar, denn es gibt noch einige andere Thatsachen, welche für sie sprechen. Die erste ist, dass der Nerv auf seinem orbitalen Verlaufe meist eine sehr feste Scheide besitzt, so namentlich bei Galeus und Prionodon. Dadurch unterscheidet er sich sehr von den anderen Aesten des Trigeminus. Die Scheide ist dunkel pigmentirt. Durch die Scheide schliesst sich der Nerv dicht an die Orbitalwand, so dass er wie in das Perichondrium eingeschlossen sich ausnimmt. Wo er sich in eine Furche einbettet, ist diese Beziehung zur Orbitalwand, wie leicht begreiflich, stärker ausgeprägt, und es wird in der Furche ein Rest der ursprünglich totalen Umschliessung des Nerven erkannt werden müssen.

Die zweite für den ursprünglichen Verlauf des Nerven im Schädelknorpel sprechende Thatsache findet sich in den Bahnen der Zweige des Nerven und des Endes seines Stammes. Gleich nach seinem Abgange vom Stamme sendet er Rami parietales und frontales ab, welche die Basis des Postorbitalfortsatzes

Digitized by Google

durchbrechen. Einige gelangen zu der bei den Notidaniden hinter dem Fortsatze gelagerten Grube. Andere durchsetzen das Orbitaldach als Foramina supraorbitalia. Sie kommen dann auf der Oberfläche des Craniums zum Vorschein. Ihre Austrittsstellen erscheinen als kleine, meist in einer Längsreihe gelagerte Löcher. Bei den Notidaniden sind diese Löcher nicht ganz regelmässig angeordnet. In fast gleichen Abständen erscheinen sie bei Acanthias (Taf. VII, Fig. 4 *φ*); ähnlich bei Cestracion. Sehr weit, aber in viel geringerer Zahl, bestehen sie bei Scymnus (Taf. VII, Fig. 3; Taf. I, Fig. 3 *φ*), wo ich deren vier zähle. Bei Centrophorus calceus ist das hinterste ausserordentlich erweitert, die vorderen dagegen ausnehmend fein (Taf. VIII, Fig. 1); klein sind sie sämmtlich bei C. granulosus. Man könnte darnach vermuthen, dass ein grosser Theil des Ophthalmicus-Stammes durch jenes Loch senkrecht zum Schädeldache emportrete. Das ist jedoch nicht der Fall, denn auch durch das weite Loch läuft nur ein feinstes Nervenfädchen. Die Oeffnung kann also nicht mit der Nervenvertheilung in Connex stehen. Ein etwas grösseres hinteres Supraorbitalloch und zahlreiche feine vordere, die in einer ziemlich gebogenen Längsreihe liegen, besitzen Galeus, Mustelus u. a. Den Rajae kommen gleichfalls noch Supraorbitallöcher zu (Taf. XIII, Fig. 1), auch bei Rhynchobatus ist eines vorhanden (Taf. IX, Fig. 2), und einige feine finden sich bei Trygon, aber mit dem Schwinden des Orbitaldaches müssen sie in Wegfall kommen, demgemäss fehlen sie unter den Haien bei Prionodon und Zygaena und unter den Rochen bei Pristis und Torpedo.

Je nach der Dicke der von diesen Oeffnungen durchbrochenen Orbitaldecke entsprechen den Löchern längere oder kürzere Canäle. Die Gleichartigkeit dieser Gebilde wird also nur durch die Verschiedenheit der Stärke des durchsetzten Knorpels modificirt. Dasselbe trifft sich für die von der Fortsetzung des Nervenstammes gebildete Durchbrechung der Orbitalwand. Bei Hexanchus gelangt der Nerv sehr bald in einen an der medialen und oberen Wandfläche der Orbita beginnenden Canal (Taf. I, Fig. 2 *o*). Die rein orbitale Strecke der Nervenbahn ist daher eine relativ sehr kurze. Aus diesem Canale tritt der Nerv auf die Oberfläche des Schädeldaches zur Nasenkapsel, auf der er alsbald wieder von Neuem in einen Knorpelcanal sich begibt. Der erstgenannte Canal verhält sich wie die Supraorbitallöcher, insofern er von der Orbita auf die Schädeloberfläche führt. Ich will ihn als Praeorbital-Canal (*cp*) bezeichnen, zumal er die Basis der Praeorbitalleiste durchsetzt. Bei Heptanchus beginnt der Canal weiter nach vorn zu (Taf. I, Fig. 1 *o*). Bei Scymnus ist er nur durch seine Lage, nicht aber durch seine Weite von den Supraorbitallöchern unterschieden, so dass er sich wie ein vorderstes Supraorbitalloch darstellt (Taf. I, Fig. 3 *o*).

Digitized by Google

Weiter ist er bei Centrophorus und Spinax, noch mehr bei Acanthias, bei denen er wegen der Dünne der entsprechenden Orbitalwand ein einfaches Loch bildet (Taf. II, Fig. 3 *o*). Auch bei Squatina ist die Canalform der Durchbrechung aufgegeben.

Cestracion besitzt dagegen die Canalform des Durchtrittes und reiht sich darin den Notidaniden an. Mit dem Austritte durch den Canalis praeorbitalis oder das Foramen praeorbitale gelangt der Nervenstamm auf die Oberfläche des Craniums, wo er bei manchen in eine Rinne eingebettet wird. Diese besteht bei den Notidaniden. Am Ende der Rinne beginnt bei denselben ein zweiter Canal, der einen Theil des Nerven aufnimmt und seitlich um die Nasenkapsel herum nach aussen und unten leitet, so dass dieser Nervenzweig an der lateralen Unterfläche zur weiteren Verbreitung seinen Austritt erhält. Diesen Canal will ich als Ethmoidal-Canal unterscheiden. Der nicht in ihn eintretende Theil des Nerven nimmt medianwärts seinen Weg und verläuft gegen das Rostrum. Die orbitale Oeffnung (*cp*) des Praeorbitalcanals ist in Fig. 1 und 2 auf Taf. I abgebildet. Die frontale Mündung auf Taf. VII in Fig. 1 und 2. In letzteren Darstellungen findet sich auch die frontale Oeffnung des Ethmoidalcanals (*ce*) angegeben. Die laterale oder untere Mündung (*ce'*) ist in Fig. 1 und 2 auf Taf. I, sowie in Fig. 3 auf Taf. XVI zu ersehen.

Mit den Notidaniden stimmen in Beziehung auf die geschilderten, theils dem orbitalen, theils dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums angehörigen Canäle die Dornhaie und Scymnus überein, mit den bereits oben für den Praeorbitalcanal hervorgehobenen Modificationen (vergleiche Taf. I, Fig. 3; Taf. II, Fig. 3; Taf. VII, Figg. 3—6; Taf. VIII, Fig. 1). Ebenso gehört Squatina und Cestracion hieher. Bei Squatina ist das Verhalten der Canäle nur in untergeordneten Dingen modificirt (Taf. XII, Fig. 4 *cp'* u. *ce*), dagegen besitzt Cestracion für den Ethmoidalcanal andere Verhältnisse. Derselbe beginnt (Taf. II, Fig. 1 *ce*) ziemlich weit von der frontalen Oeffnung des Praeorbitalcanals hinter der Nasenkapsel und durchsetzt eine kurze Strecke der oberen Seitenkante des ethmoidalen Abschnittes, um ziemlich weit oben, aber gleichfalls noch hinter der Nasenkapsel auszumünden (*ce'*). Dieses auffallende Verhalten wird durch die bedeutende Längenausdehnung verständlich, welche hier dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums zu Theil ward, und auch viele andere Einrichtungen beherrscht.

Eine bedeutende Veränderung entsteht mit dem Schwinden des ethmoidalen Canales, wie dieses bei Mustelus, Galeus und den Scyllien der Fall ist. Wenn wir sehen, wie bei Centrophorus (Taf. VIII, Fig. 1 *ce*) der bei den Notidaniden, bei Scymnus wie bei Acanthias lang gestreckte Canal in ein weites, den

Digitized by Google

Knorpel nur auf einer kurzen Strecke durchsetzendes Loch umgewandelt ist, so wird man sich die dieses Loch lateral umwandende Knorpelbrücke noch weiter reducirt vorstellen können und dann an der Stelle des Canals einen blossen Ausschnitt finden, gerade wie Mustelus, Galeus, Scyllium etc. ihn besitzen (vergl. Taf. VIII, Figg. 2, 3, 5 *ce*).

Die von dem Rande des Orbitaldaches herkommende Kante läuft dann nicht mehr gegen die Ethmoidal-Region auf die Nasenkapsel aus, sondern bildet einen vorn durch den Ausschnitt begränzten Vorsprung (*Pr*), der eine verschiedene Gestaltung besitzen kann. Hakenförmig abwärts gekrümmt finde ich ihn bei Mustelus (Taf. VIII, Fig. 2 *Pr*). Hinter dem Ausschnitte, aber noch vor der frontalen Mündung des Praeorbitalloches, finde ich bei Scyllium und Galeus noch ein kleines Loch in der Decke der Orbita (Taf. VIII, Figg. 3, 5 *Pr*), dessen Bestimmung ich nicht feststellen kann. Doch ist soviel gewiss, dass es nicht etwa den Canalis ethmoidalis vorstellt, wie man zu glauben versucht sein könnte, wenn man auf den Verlauf des durch das Praeorbitalloch ausgetretenen Ramus ophthalmicus keine Rücksicht nahm.

Auf ähnliche Weise wie der Ethmoidalcanal in einen blossen Ausschnitt sich umwandelte, geht auch der Praeorbitalcanal in einen Ausschnitt über, wozu die Umwandlung in ein Loch wiederum eine vermittelnde Form abgibt. Wenn die hintere vom Orbitaldache gebildete Umgränzung des Foramen praeorbitale (vergl. Taf. VIII, Figg. 2, 3, 5 *cp*) schwindet, so dass die mediale Orbitalwand hinter dem gedachten Loche sich direct auf die Schädeloberfläche fortsetzt, so tritt der Ramus ophthalmicus durch einen Ausschnitt zum Schädeldache empor und vom ursprünglichen Orbitaldache bleibt ein Stück als Fortsatz bestehen, den ich als Praeorbitalfortsatz (*Pr*) bezeichne. Diess Verhalten finde ich bei Pristiurus (Taf. VIII, Fig. 6), Prionodon (Taf. VIII, Fig. 4) und Zygaena (Taf. IX, Fig. 1). In den beiden erstgenannten Gattungen erscheint dieser Fortsatz als eine terminal sehr verdünnte Knorpelplatte, die mit einem schmalen Theile vom Cranium entspringt. Bei allen bildet eine Incisur seine vordere wie hintere Abgränzung. Der Praeorbitalfortsatz der genannten Gattungen ist dem Gesagten zufolge an seiner Basis aus der Strecke des Craniums hervorgegangen, welche zwischen den frontalen Oeffnungen des Praeorbital- und Ethmoidalcanals der Notidaniden, der Dornhaie und von Scymnus lag. Bei Prionodon melanopterus ist der Fortsatz ziemlich stark nach hinten verlängert, und bei Pr. glaucus setzt sich von der hinteren abgerundeten Ecke des Fortsatzes ein derber Faserstrang zum Postorbitalfortsatze fort. Bei Zygaena endlich zeigt er die bedeutendsten Veränderungen, deren weiter unten (Ethmoidal-Abschnitt) gedacht werden soll.

Der in einer Abtheilung der Haie in einen Ausschnitt umgewandelte

Digitized by Google

Praeorbitalcanal hat sich bei den meisten Rochen erhalten, aber doch so weit modificirt, dass er häufig nur durch die Berücksichtigung der Nerven bestimmt werden kann. Er beginnt mehr an der vorderen Orbitalwand, und anstatt der schräg aufwärts steigenden schlägt er eine mehr horizontale Richtung ein, was mit der meist sehr lang gestreckten, aber wenig hohen Orbitalfläche des Craniums in Zusammenhang stehend erkannt werden kann. Bei bedeutender Entwickelung des Rostrums und damit verbundener Entfaltung eines internasalen Theiles des Craniums nimmt der Praeorbitalcanal seinen Weg medial von den Nasenkapseln. Diess ist bei Rhynchobatus und Raja der Fall. Bei Raja ist die orbitale Oeffnung des Canals (Taf. III, Fig. 2 *cp*) durch ihre mehr mediale Lage in grösserem Einklange mit der Lage bei den Haien. Weniger ist sie es bei Rhynchobatus, wo der sehr weite, aber kürzere Canal die starke Knorpelleiste durchsetzt, welche die Nasenkapseln mit dem übrigen Cranium verbindet. Auf Taf. IX ist in Fig. 2 linkerseits eine Sonde durch den Canal geführt. Vom Canal zweigt sich bei demselben ein Canälchen ab, welches lateral gerichtet auf der Oberfläche der Nasenkapseln ausmündet (Taf. III, Fig. 1; Taf. IX, Fig. 2 *ce'*) und gleichfalls einen Nerven enthält. Ob dieses den Ethmoidalcanal der Haie repräsentirt, ist mir zweifelhaft. Sollte es in diesem Sinne gedeutet werden, so müsste man den Praeorbitalcanal der Rochen als sehr verschieden von jenem der Haie beurtheilen, und gelangte zu der Folgerung, dass die vordere Oeffnung bei den Rochen nicht jener (frontalen Oeffnung) der Haie entspräche, sondern so weit nach vorn verlegt sei, dass der Anfang des Ethmoidalcanals noch in sie hinein fiele. Ich gedenke dieser Auffassung, die ich nicht für ganz unberechtigt halte, desshalb, weil sie ein sonst unverständliches Factum aufklären könnte, nicht aber weil sie jetzt schon sicher zu begründen wäre. Pristis besitzt eine ähnliche, aber mehr medial als bei Rhynchobatus ausmündende Abzweigung (Taf. III, Fig. 4 *ce'*) des Praeorbitalcanals, der hier zugleich die bedeutsame Einrichtung besitzt, dass er in seiner Fortsetzung ganz aufs Rostrum verlegt wird, in welchem er den medialen Canal vorstellt (Taf. IX, Figg. 7, 8 *m*).

Bei Trygon ergeben sich wieder einfachere an die Haie anschliessende Befunde. Der Praeorbitalcanal bildet einen vom Orbitaldache kommenden Vorsprung und gelangt ziemlich lateral auf die Oberfläche des ethmoidalen Schädelabschnittes (Taf. III, Fig. 5; Taf. XIII, Fig. 2 *cp'*). Aehnlich ist das Verhältniss bei Myliobatis.

Torpedo besitzt an der Stelle des Praeorbitalcanals einen oberen Ausschnitt (Taf. III, Fig. 3 *ip*), der zur Aufnahme des Nerven eine lateral von einem Fortsatze (*Pr*) überragte Rinne bildet. Durch den Mangel eines ethmoidalen, sowie eines praeorbitalen Canales wird also hier ein ähnliches Verhältniss geboten,

Digitized by Google

wie es oben für Pristiurus und Prionodon dargestellt wurde. Man könnte nun daraus auf eine engere Verwandtschaft schliessen, wenn man übersehen dürfte, dass der bei den Rochen zu einer Auflösung des Praeorbitalcanals führende Weg ein anderer ist als bei den Haien, da eben kein selbständig auf der Schädeloberfläche beginnender Ethmoidalcanal vorkommt. Darnach wird auch die Entstehung des Praeorbitalfortsatzes der Rochen zu beurtheilen sein, welcher der freier entwickelte Praeorbitalvorsprung der Haie ist und nur bei Torpedo Beziehungen zu einem Praeorbitalausschnitt empfängt.

An der vorderen Orbitalwand, meist bedeutend unterhalb der Oeffnung des Praeorbitalcanals, findet sich die verschieden grosse Mündung eines anderen Canals, durch welchen gleichfalls ein Zweig des R. ophthalmicus vom Trigeminus aus die Orbita verlässt, um theils zur Nasenhöhle zu gelangen, theils unterhalb oder seitlich von der Nasenkapsel auszutreten. Dieser Canal sei als Orbito-Nasalcanal unterschieden. Die innere oder orbitale Oeffnung dieses Canals ist bei den Notidaniden (Taf. I, Figg. 1, 2 *w*) sehr deutlich. Auch bei Centrophorus (Taf. XI, Fig. 2 *w*), Acanthias (Taf. II, Fig. 3 *w*), Cestracion (Taf. II, Fig. 1 *w*), Galeus (Taf. II, Fig. 2 *w*), wie bei anderen fehlt sie nicht, und ebenso besteht sie bei den Rochen, von denen ich sie bei Raja (Taf. III, Fig. 2 *w*) und Torpedo (Fig. 3 *w*) abbildete. Die äussere oder untere Oeffnung des Canals bietet eine sehr verschiedene Lagerung: bei den Notidaniden liegt sie an der Wand eines den Ethmoidalabschnitt des Craniums durchsetzenden weiten Canals, bei anderen findet man sie dicht hinter der Nasenkapsel, z. B. bei Cestracion (Taf. XVI, Fig. 2 *w'*), und auch bei Centrophorus granulosus liegt sie den Knorpel durchsetzend an ähnlicher Stelle, während sie bei C. calceus weit von der Nasenkapsel entfernt ist (Taf. XVI, Fig. 1 *w'*).

Die Austrittsstellen der Augenmuskel-Nerven besitzen bestimmte Localitäten, die für die Deutung einzelner Theile des Craniums der Fische von Wichtigkeit sind. Diess gilt vorzüglich für den Abducens. Derselbe verlässt bei den Notidaniden den Schädel durch einen unterhalb des Trigeminusloches befindlichen feinen Canal (Taf. I, Fig. 2 *ab*), der bei Hexanchus dicht über der Oeffnung eines weiteren Canales liegt, der später näher beschrieben werden soll. Bei Scymnus und den Dornhaien findet sich der Abducens-Canal in ähnlicher Lagerung, doch dem Trigeminusloche noch näher gerückt. Seine äussere Mündung liegt in einer auch die Trigeminusöffnung aufnehmenden Bucht.

Der Oculomotorius-Canal (*om*) hat seine Lage stets vor dem Trigeminusloche, bei Hexanchus nahe an dem knorpeligen Augenträger. Etwas vor diesem lagert er bei Scymnus, und in entsprechender Lage besitzen ihn auch die übrigen Haie.

Digitized by Google

In grösserer Entfernung vom Trigeminus tritt der Trochlearis aus. Bei den meisten Selachiern findet sich die Austrittsstelle in der Nähe des orbitalen Verlaufes des Ramus ophthalmicus, dicht unterhalb desselben, bei Hexanchus sogar in dem vom Ramus ophthalmicus eingenommenen Halbcanale (Tafel I, Figg. 1, 2 *tr*).

Was den Opticus betrifft, so verläuft derselbe nur bei Hexanchus durch einen dickeren Theil der knorpeligen Orbitalwand, und die äussere Oeffnung der Durchtrittsstelle erscheint als trichterförmige in einen Canal führende Vertiefung (Taf. I, Fig. 2 *o*). Bei Heptanchus ist die Oeffnung im Knorpel viel beträchtlicher als der Dickedurchmesser des Opticus. Der von dem letzteren nicht eingenommene Raum wird von einer Membran verschlossen (Taf. I, Fig. 1 *o*). Bei den übrigen Selachiern finde ich diese Differenz zwischen Sehnerv und Durchtrittsöffnung im Knorpelcranium fast allgemein, denn nur bei Squatina, annähernd auch noch bei Mustelus, besteht in Dicke des Nerven und Weite der Austrittsöffnung ein übereinstimmendes Verhältniss. Dieses an sich unbedeutende, weil auf ein geringes Maass beschränkte Verhalten der Orbitalwand an der Austrittsstelle des Opticus hat insofern Werth, als das Zurücktreten des Knorpels in der Umgebung des Opticus die erste Spur einer Erscheinung ist, die bei den differenzirten grossen Abtheilungen der Fische, besonders bei den Teleostiern in grossem Maassstabe sich entfaltet und daselbst zur Bildung einer membranösen Orbitalwand führt, die schliesslich unter Rückbildung des vorderen Abschnittes der Schädelhöhle ein membranöses Septum interorbitale vorstellt.

Für die Lage des Sehnervenloches ist noch die Beziehung zum vorderen Abschnitte der Ethmoidal-Region hervorzuheben. Die Notidaniden besitzen den Opticus-Austritt senkrecht über der Basalecke des Craniums. Bei Scymnus, Acanthias und Centrophorus liegt er weiter nach vorn zu. Mit der Ausgleichung der Basalecke und der damit verbundenen Herstellung einer auch nach vorn zu gleichmässig ausgedehnten Basalebene ist jene Beziehung aufgelöst, ohne dass jedoch der Opticus-Austritt seine vordere Lage verlöre.

Mit der Orbital-Region müssen noch einige Canäle betrachtet werden, welche der Basis cranii angehören. Die ersten sind die Carotidencanäle, die paarig an der Schädelbasis beginnen und stets zur Sattelgrube führen. Bei den Notidaniden liegen die beiden untern Oeffnungen dicht bei einander und führen senkrecht empor, um unterhalb der Sattelgrube in einen einzigen weitern Canal zusammen zu fliessen (Taf. IV, Fig. 1, 2 *ca*). Bei Symnus lagern die Oeffnungen gleichfalls sehr nahe beisammen, der Canal führt aber schräg nach vorne (Fig. 3 *ca*). Aehnlich verhalten sich Acanthias und Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *ca*). Cestracion besitzt an der Durchtrittsstelle der Carotidencanäle eine beträcht-

Digitized by Google

liche Verdünnung der knorpeligen Basis, so dass der Canal durch ein Loch vertreten wird (Taf. V, Fig. 5 *ca*). Weiter von einander liegen die unteren Mündungen bei Galeus und noch mehr bei Mustelus, bei welchem sie in eine gegen die Occipital-Region auslaufende tiefe Furche an der Schädelbasis führen. Das Auseinanderweichen der beiden untern Oeffnungen fällt demnach mit der Verbreiterung der Basis cranii zusammen, womit auch Squatina übereinstimmt. Bei den Rochen vereinigen sich die beiderseitigen Carotiden an der Basis cranii, von wo sie dann ein engerer Canal in die Schädelhöhle führt*).

Ein zweiter der Basis cranii zukommender Canal ist unpaarig und besitzt eine quere Richtung. Er scheint bis jetzt unbekannt geblieben zu sein, wenigstens finde ich seiner nur einmal gedacht**). Dieser Canalis transversus (*C*) liegt bei den Notidaniden hinter dem Palatobasalgelenke, zwischen diesem und dem Trigeminusloche. Hexanchus besitzt ihn in gradlinigem Verlaufe durch den Knorpel der Schädelbasis (Taf. I, Fig. 2). Er beginnt mit trichterförmiger Einsenkung, in deren Nähe der N. abducens austritt. Tiefer im Knorpel verliert er seine anfängliche Form, indem die vordere Wand der hinteren sich nähert, so dass der senkrechte Durchmesser der Lumens bedeutender wird. Dieser mittlere Abschnitt des Canals liegt unmittelbar hinter der Sattelgrube (Taf. IV, Fig. 2), und wird gegen den Carotidencanal durch eine dünne Knorpelschicht, an einer Stelle sogar nur membranös, abgegränzt. Etwas verschieden ist das Verhalten dieses Canals bei Heptanchus. Er beginnt am untern hintern Theil einer an gleicher Stelle wie bei Hexanchus gelegenen flachen Einbuchtung der Orbitalwand (Taf. I, Fig. 1) und senkt sich schräg ab- und hinterwärts in den Basalknorpel. Hier stellt er sich in der Mitte (Taf. IV, Fig. 1) wieder als schmaler Canal vor mit vorwiegend senkrechter Ausdehnung des Lumens, das abwärts vom Carotidencanal auf einer grösseren Strecke durch eine häutige Scheidewand abgeschlossen wird. Die bei Hexanchus dünne Knorpelpartie, welche, vor dem Canal gelagert, denselben vom Grunde der Sattelgrube scheidet, ist bei Heptanchus viel ansehnlicher. In beiden Gattungen liegt vor diesem Knorpel die zum Boden der Sattelgrube sich fortsetzende innerste Strecke des Carotidencanals.

Eine tiefere Bucht trägt bei Scymnus (Taf. I, Fig. 3) die Mündung des Canals ganz nahe unter dem Trigeminusloche. Der weite Canal behält auch

*) Die Eintrittsstelle und eine in der Schädelbasis gebildete Kreuzung der Carotiden beschrieb Hyrtl, »Das arterielle Gefässsystem der Rochen« S. 19. Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. XV.

**) Bei Miklucho-Maclay, zur vergl. Neurologie, Leipzig, 1870. Der Canal erscheint hier oftmals auf den Abbildungen, mit *C* bezeichnet. Ueber seine Beziehungen fehlen nähere Angaben.

Digitized by Google

in der Mitte seines Verlaufes ein cylindrisches Lumen, ist aber von der Sattelgrube weiter nach hinten entfernt (Taf. IV, Fig. 3) und durchsetzt den Knorpel des Dorsum ephippii. Ziemlich übereinstimmend verhält sich Centrophorus und Acanthias (Taf. VI, Figg. 1, 2).

Im Ungewissen verblieb ich bezüglich dieses Canales bei Cestracion. Die bei den vorhergehenden die Canalmündung bergende Bucht fehlt hier. Da, wo man durch den Befund bei anderen Haien geleitet, den Canal suchen würde, findet sich zwar ein solcher vor (Taf. II, Fig. 1 *C*), allein derselbe führt nicht in den Basalknorpel, sondern durchbricht die Schädelhöhlenwand, um gegen den vorderen flachen Theil der Sattelgrube auszumünden. Ueber dieser inneren Oeffnung liegt noch eine zweite feinere, welche in den Canal dicht vor seiner Ausmündung einführt. Wenn der beschriebene Canal der richtige sein sollte, so stimmen damit noch andere Haie überein. Bei Galeus wie bei Mustelus beginnt der Quercanal vor und etwas unter dem Trigeminusloche und gelangt gleichfalls nicht in den Basalknorpel, sondern in die Sattelgrube, die er, vorn von straffem mit der Dura mater zusammenhängenden Bindegewebe, hinten von der vorderen etwas concaven Fläche der Sattellehne begränzt, durchsetzt. In ähnlichen Befunden ist der Canal bei Squatina zu treffen, doch wird er hier innerhalb der Schädelhöhle zum grössten Theile von Weichtheilen umschlossen, so dass nur seine untere Hälfte im Knorpel der Schädelbasis dicht vor der sehr niedrigen Sattellehne ruht. Der bei einem Theile der Haie in den Schädelknorpel eingegrabene Canal gewinnt also bei anderen eine oberflächliche Lagerung zum Cavum cranii, und diese steht mit einer Volumsverminderung des Knorpels der Basis cranii in Zusammenhang.

Schwieriger wird die Bestimmung des Canals bei den Rochen, bei denen er bedeutend enger ist, und durch seine äussere Mündung in einzelnen Fällen eine Verwechselung mit dem Carotidencanale möglich macht. Er fehlt aber hier so wenig wie bei den Haien. Bei Raja beginnt er vor und unterhalb der Trigeminusöffnung und leitet in einen ganz von der Dura mater umwandeten, die Innenfläche der Schädelbasis quer durchziehenden Canal. An derselben Stelle finde ich ein sehr feines Canälchen bei Torpedo.

Die Bedeutung des Quercanales ergibt sich wie die der meisten übrigen Canäle nicht aus dem blossen Verhalten zum Schädelgerüste, sondern wird aus der Beziehung zu benachbarten, mit diesen Hohlraumbildungen im Zusammenhang stehenden Weichtheilen, zu ermitteln sein. Dass der fragliche Canal keine Beziehung zu Nerven besitzt, dürfte aus der Beschreibung zur Genüge hervorgegangen sein, und dazu kann ich noch erwähnen, dass ich überhaupt niemals festere Theile in ihm vorfand. Daraus entspringt einige Wahrscheinlichkeit für

Digitized by Google

die Annahme, dass er mit dem Gefässsystem in Zusammenhang stehe. Genauere Nachweise ergeben sich aus folgenden Beziehungen. Die Orbita der Selachier umschliesst einen weiten, mit dem Blutgefässsystem nicht in Communication stehenden Raum, in welchem sowohl der hintere Abschnitt des Bulbus, als auch die Muskeln eingebettet sind. Nach hinten setzt sich dieser Raum bei Hexanchus in einen engeren längs den Austrittsstellen der grossen Nervenstämme verlaufenden, von straffen Bindegewebsbalken durchsetzten Raum fort, und median ist der orbitale Raum bis zur Austrittsstelle des Trigeminus ausgedehnt. Blutgefässe, sowohl Venen als Arterien, werden auf verschiedenen Strecken dieses Raumes angetroffen, sie durchziehen ihn in Bindegewebe eingehüllt, so z. B. die Blutgefässe der Augenmuskeln. Seine Auskleidung bietet meist glatte Wandflächen, an manchen Stellen ein Balkenwerk von wechselnder Stärke. Ich halte diesen bei allen untersuchten Selachiern vorkommenden, in seiner Ausdehnung verschiedenen, im Wesentlichen jedoch übereinstimmenden Raum für einen Lymphbehälter. Der positive Nachweis dafür wird jedoch erst bei Untersuchung frischer Exemplare zu erbringen sein.

Dieser Orbitalsinus setzt sich in der Tiefe der Orbita stets bis in den Canalis transversus fort, und durch den letzteren communiciren die beiderseitigen Orbitalsinusse unter einander*).

Auf dem Wege durch den Basalknorpel besitzt der Canalis transversus gleichfalls Verbindungen, und zwar gegen die Sattelgrube hin. Bei den Notidaniden lässt sich an der Stelle, wo die Canalwand nur membranös ist, eine Communication mit den unterhalb der Dura mater gelagerten Räumen erkennen. Am anschnlichsten traf ich diese Sinusse bei Hexanchus. Sie waren von Bindegewebssträngen durchsetzt.

Wenn aus diesen Beziehungen einiges Licht auf die functionelle Bedeutung des Quercanals fällt, so glaube ich ihm auch noch in morphologischer Beziehung Wichtigkeit beimessen zu dürfen. Diese ergibt sich aus folgenden Punkten. Vor oder auch über der Mündung des Canalis transversus nehmen die

*) Hievon kann man sich auf die einfachste Weise dadurch überzeugen, dass man den einen Orbitalsinus an einer kleinen Strecke — am besten längs des Supraorbitalrandes — öffnet und eine gefärbte Flüssigkeit injicirt. Dieselbe wird alsbald im anderseitigen Sinus angetroffen, der je nach der injicirten Menge in verschiedenem Grade gefüllt wird. Bei Injection einer Leimlösung lässt sich der Weg, den die Flüssigkeit von der einen Orbita nach der anderen nahm, aufs bestimmteste nachweisen. Ich habe diess an Exemplaren von Acanthias vorgenommen. An sehr grossen Exemplaren von Heptanchus kann die bestehende Communication mittels einer biegsamen Sonde verfolgt werden. Dass hiezu jene Haie sich nicht eignen, deren Canalis transversus im Grunde einer Bucht mündet (siehe oben), ist selbstverständlich.

Digitized by Google

geraden Augenmuskeln ihren Ursprung, und dieses Verhalten ist ein derart constantes, dass bei der Einlagerung der Mündung des Canals in die oben beschriebene Bucht auch der Ursprung der Musculi recti dorthin rückt. Zweitens tritt der N. abducens über dem Canale aus, dem oberen Rande der Canalmündung zuweilen so nahe gelagert, dass man sagen kann, die Austrittsstelle des Nerven sei mit der Canalmündung vereinigt.

Bringt man hiemit das Verhalten des sogenannten Augenmuskelcanals mancher Teleostier in Verbindung, so wird für diese durch den Befund der Selachier eine bis jetzt mangelnde Erklärung gegeben. Denkt man sich nämlich die bei manchen Haien bestehende Buchtung fortgesetzt und dabei die Beziehungen zu dem Ursprunge der Musculi recti gleichen Schritt haltend, so wird ein in die Schädelbasis eindringender, die Augenmuskelursprünge bergender Canal entstehen. Der N. abducens wird dann die obere Wand dieses Canals durchbohren müssen, um zu seiner Vertheilung im Rectus externus zu gelangen, gerade wie es bei den Teleostiern mit dem Augenmuskelcanal der Fall ist. Erwägt man hiebei, dass der Canalis transversus bei manchen Haien nach hinten zu verläuft, dass ferner die Beziehung zu den Augenmuskelursprüngen schon bei den Haien mehrfache Stufen erkennen lässt, so wird der Zusammenhang von beiderlei Einrichtungen klar werden.

Die Bedingungen zur Verwendung des Canalis transversus zum Augenmuskelcanal hängen anscheinend mit dem Umfange des Bulbus oculi zusammen. Der Augenmuskelcanal kommt nämlich fast nur solchen Fischen zu, die einen grossen Bulbus besitzen, und fehlt den anderen, so dass es begreiflich wird, dass die auch für den Ursprung der Musculi recti eine weiter entfernt liegende Stelle erfordernde Vergrösserung des Bulbus auf ein Tieferrücken der Ursprungsstelle und damit auf das Eintreten derselben in den genannten Canal gewirkt hat, der so in neuer Beziehung als Augenmuskelcanal erscheint.

Der Canalis transversus der Selachier bietet sonach die Bahn, auf welcher der Augenmuskelcanal der Teleostier sich ausbildet. Die Selachier, speciell die Haie, besitzen im Quercanal die Anlage einer Einrichtung, die erst bei den Teleostiern und einigen Ganoïden ihre volle Ausbildung empfängt. Jene im Quercanal gegebene Anlage dient aber ganz anderen Verrichtungen als der ausgebildete Zustand, und so erweist sich auch hier die an vielen Organen zu bestätigende Erfahrung, dass bei Entstehung einer bestimmten Einrichtung dieselbe nicht sofort in der definitiven Function auftritt, sondern durch ganz anderen Verrichtungen dienende Organisationen vorbereitet und eingeleitet wird*). Dieses indifferente Stadium des Quercanals

*) Es sei ausdrücklich bemerkt, dass ich diese Umwandlung der Function auch dann noch

Digitized by Google

existirt nur bei einem Theile der Haie, jenem mit mächtigem Basalknorpel. Wo Canalstrecken bereits an die innere Schädelfläche gerückt sind, ist es nicht mehr vorhanden, und die Anknüpfungspunkte an den Augenmuskelcanal gingen damit verloren.

Die Orbital-Region erweist sich dem Aufgeführten zufolge als ein Abschnitt des Craniums, an dem sich eine grosse Anzahl von Einrichtungen in Beziehung auf den hier eingebetteten Bulbus oculi nachweisen liess. Dahin gehört vor Allem die in hohem Grade die Form des Abschnittes bedingende Einbuchtung des Craniums, sowie der darüber hinziehende Vorsprung als Orbitaldach, der Augenträger, dann die Austrittsstellen der zum Auge und zu seinen Muskeln bestimmten Nerven. Die Bucht der Orbita selbst erscheint noch abhängig von den vor und hinter ihr liegenden Vorsprüngen des Craniums, von denen der vordere durch die Ethmoidal-Region gebildet wird. Den hinteren stellt die durch das Gehörorgan hervorgewölbte Labyrinth-Region dar, sowie der Postorbitalfortsatz. Letzterer konnte als eine zur Verbindung mit dem Kieferbogen dienende Einrichtung gedeutet werden, die da am mächtigsten ist, wo sie in dieser Function steht (Notidaniden). Die Differenzirung dieses Fortsatzes bei den Notidaniden steht mit der Differenzirung des Kieferbogens im Einklang. Er erhält sich noch bei den diesen zunächst stehenden Haien (Scymnus, Dornhaie) in jener Form, erleidet Rückbildungen bei den übrigen Haien und verschwindet bei den von der Urform am meisten entfernten Selachiern, den Rochen. Die Sonderung der Orbita wird dadurch minder deutlich, und daraus dürfte hervorgehen, dass es nicht der Bulbus oculi allein ist, der die Orbita entstehen liess, dass vielmehr benachbarte, ganz anderen Functionen dienende Theile als mindestens ebenso wichtige Factoren für die Orbitalbildung anzusehen sind.

An der Unterfläche der Orbital-Region findet sich bei den Notidaniden das Zusammentreffen zweier sehr verschiedener Theile des Craniums. Der hintere liegt mehr in der Fortsetzung der Labyrinth- und Occipital-Region. Er bildet nach vorn zu einen Vorsprung (Basalecke), der bei Heptanchus sogar kielartig gestaltet ist. Durch einen scharfen Ausschnitt setzt sich der vordere Theil davon ab und geht zur Ethmoidal-Region über. Wenn wir danach die ganze

---

gelten lassen muss, wenn sich im Augenmuskelcanal der Teleostier ein Lymphsinus forterhalten haben sollte, was an sich nicht unwahrscheinlich ist.

Die Modification des Skeletes durch von Muskeln eingenommene Räume zeigt sich analog auch beim Schultergürtel der Selachier. Hier sind es Nervencanäle welche den Ausgangspunkt bilden (vergl. meine Untersuchungen, Heft II).

Digitized by Google

Orbital-Region in zwei Abschnitte sondern, so ist für den hinteren noch als bemerkenswerth anzuführen, dass der Trigeminus sowie die Augenmuskel-Nerven an ihm ihre Austrittsstellen besitzen, indess am vorderen nur der Opticus austritt.

Dieser Zustand einer Sonderung der Orbital-Region in zwei Theile ändert sich, indem schon bei den Dornhaien und bei Scymnus die von der Occipital-Region nach vorn zu als ein Planum sich ausbildende Basis cranii allmählich weiter auf die Orbital-Region übergreift. Der Gegensatz eines vorderen und hinteren Abschnittes der Orbital-Region schwindet damit allmählich, soweit er auf das verschiedene Verhalten der Basis sich gründete, und bei den Nictitantes und den Scyllien ist schon der ethmoidale Schädelabschnitt an seiner Basis nur wenig vom orbitalen getrennt. Bei den Rochen endlich ist kaum noch eine Andeutung jenes Verhaltens vorhanden, das bei den Notidaniden so charakteristisch war.

Die Nivellirung der Basis cranii lässt also eine Eigenthümlichkeit verschwinden, welche den Schädel in zwei ungleichwerthige Abschnitte zerlegte. Da diese Eigenthümlichkeit sehr verschiedenen Gattungen zukam, da sie ferner bei anderen in ganz allmählicher Umbildung sich zeigte, und da endlich die Selachier, bei denen mit der Ausdehnung der Basis cranii nach vorn zu jene besondere Bildung verschwunden ist, an das Verhalten der übrigen Wirbelthiere sich anreihen, so wird in jener Einrichtung ein sehr niederer Zustand gesehen werden dürfen. Gewiss ist es von nicht geringer Bedeutung, dass dieselben Selachier mit jener Sonderung des Craniums in zwei Abschnitte auch andere Merkmale besitzen, aus denen sie als minder differenzirte Formen erkennbar sind.

4. *Ethmoidal-Region.*

Dieser Abschnitt des Craniums trägt seitlich die Nasengruben, über welche der Knorpel als Nasenkapsel von oben und von der Seite her sich fortsetzt. Zwischen beiden Nasenkapseln erstreckt sich der Knorpel an den medianen Abschnitt der Basis cranii, so dass die beiden Nasenkapseln median eine in die Schädelhöhle führende Lücke im Knorpelcranium begränzen. Auf die obere Fläche der Nasenkapsel läuft die Ebene des Schädeldaches von der Stirngegend her und senkt sich an der Gränze der erwähnten Lücke zu dieser herab.

Der hintere seitliche Theil der Ethmoidal-Region bildet mit dem ihm verbundenen Praeorbitalfortsatz die vordere Begränzung der Orbita. Die untere

Digitized by Google

Fläche dagegen bietet sehr verschiedene Beziehungen zur Schädelbasis, die bereits bei der Orbital-Region dargestellt worden sind.

Indem ich zur specielleren Vorführung der genannten Theile der Ethmoidal-Region gelange, gehe ich von der medianen Lücke des Schädeldaches und den Begränzungen dieser Lücke aus, welche ausserordentlich mannichfachen Modificationen unterliegen, und für die Configuration des Selachierschädels von grossem Einflusse sind. Diese von mir als Praefrontallücke unterschiedene Oeffnung des Knorpelcraniums ist bei allen Selachiern durch lockeres, gallertartiges Bindegewebe ausgefüllt, welches nach der Schädelhöhle zu in eine festere in die Dura mater sich fortsetzende Membran übergeht. Die Notidaniden bieten in dem Verhalten der Umgränzungen der Lücke die ersten Anfänge der Differenzirungen, und zwar verhalten sich beide Gattungen etwas verschieden, so zwar, dass die eine Form den Zustand der anderen weiter entwickelt zeigt.

Hexanchus. Die beiden Nasenkapseln sind bei dieser Gattung nicht bloss stark in die Breite entfaltet, sondern auch ziemlich weit aus einander gerückt, wodurch die Praefrontallücke gleichfalls bedeutend breit erscheint. Am hinteren Rande der Lücke setzt sich der verdickte Knorpel der Stirngegend wulstförmig ab und tritt etwas dünner in den Seitenrand der vorn flach auslaufenden Lücke über, die er erhaben umzieht, um dann vorn mit dem vom Boden der Oeffnung kommenden, an der Basis der Ethmoidal-Region befindlichen Knorpel zusammenzufliessen. Man kann sich so die Lücke als eine sehr schräg von hinten und unten nach vorn und aufwärts gerichtete Durchbrechung des Ethmoidaldaches vorstellen. Der vordere Rand der flach auf den Internasalknorpel auslaufenden Vertiefung ist von einem schmalen Wulste umsäumt, welcher seitlich auf die Nasenkapsel und von da auf den lateralen Rand der Praefrontallücke sich fortsetzt (Taf. VII, Fig. 2).

Indem der vordere Rand der Nasalkapseln in sanfter Biegung medianwärts verläuft und auf den Vorderrand des den Boden der Praefrontallücke bildenden Internasalknorpels sich in gerader Linie fortsetzt, empfängt die Ethmoidal-Region des Craniums eine breite Gestalt und der Schädel ein abgerundetes Ende.

Der Internasalknorpel steht nicht in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Knorpel der Nasenkapsel in Verbindung. Vielmehr bemerkt man auf der Unterfläche einen gegen die Nasengrube gerichteten Ausschnitt, der in eine erst unter, dann median von der Nasengrubenhaut verlaufende Oeffnung führt. Diese ist gegen den vorderen Theil der Schädelhöhle gerichtet, wird aber vom Binnenraum derselben durch eine mit der Nasengruben-Membran zusammen-

Digitized by Google

hängende feste Bindegewebsschicht abgegränzt. Es besteht also hier an der Basis eine Durchbrechung des continuirlichen Schädelknorpels, und zwar eine paarige, die aber eben so wenig wie die Praefrontallücke wichtigen Organen zum Durchtritte dient. Ich will diese paarige Lücke als nasale unterscheiden.

Heptanchus. Die Praefrontal-Lücke ist in dieser Gattung um Vieles kleiner, namentlich bedeutend schmäler als bei Hexanchus. Der gewulstete Rand setzt sich schräg abwärts zum Boden der Oeffnung fort, der, vom Internasalknorpel gebildet, sich stark nach vorn zu auszieht und bis zu seinem vordersten zugespitzten Ende einen vom Rand der Lücke her auslaufenden Wulst als Begränzung empfängt (Taf. VII, Fig. 1 *D*). Wenn man sich bei Hexanchus den Internasalknorpel über den Nasalrand hinaus nach vorn fortgesetzt denkt, so wird der betreffende Zustand bei Heptanchus daraus hervorgehen. Somit ist es nur die Bildung eines zwischen den Nasenkapseln liegenden Vorsprunges, die für Heptanchus eigenthümlich ist. An der Unterfläche der Ethmoidal-Region (Taf. XVI, Fig. 3) führt wieder ein Ausschnitt an der Seite des hier leistenförmig vorspringenden Internasalknorpels hinter der Nasengrube in eine mit lockerem Bindegewebe ausgefüllte Bucht (*E*), welche aufwärts und median in einen kurzen zur Schädelhöhle führenden Canal sich fortsetzt. Dieser Canal fehlt bei Hexanchus als ein von Knorpelwänden umschlossener Raum. Es besteht also hier im Vergleiche zu Heptanchus eine weitere Differenzirung, da der dort bestehende Ausschnitt in der Tiefe in einen Canal umgebildet ist, der medial von dem den Olfactorius zur Nasenkapsel leitenden Raum die Schädelwand durchbricht. In der Bucht mündet der bereits oben erwähnte Orbito-Nasalcanal aus.

Das Verhalten von Hexanchus gleicht im Wesentlichen dem von Squatina. Sowohl die Form der Praefrontallücke als auch die Stellung der Nasenkapseln und ihre Trennung durch einen breiten Internasalknorpel ist ganz wie bei Hexanchus. Die quer gestellte Nasallücke besitzt ebenso die gleichen Beziehungen. Ich finde sie an der Ethmoidalbasis durch eine sehr feste Haut verschlossen. Von der über dieser liegenden Bucht geht ein Verbindungscanal zur Schädelhöhle.

Von den anderen Haien reiht sich Cestracion an, bei welchem jedoch eine besondere Modification vorkommt, die hier betrachtet werden soll. Die gesammte Ethmoidal-Region ist nämlich stark in die Länge gestreckt, so dass der bei den übrigen Selachiern sehr kurze praeorbitale Theil des Craniums, der fast unmittelbar an die Nasenkapsel sich fügt, in eine bedeutende, fast mehr als $^1/_4$ der Gesammtlänge des Craniums darstellende Strecke verlängert ist. Dem entspricht die schon oben (S. 63) hervorgehobene sehr lang gezogene palato-basale Articulation, sowie die Entfernung des Praeorbitalvorsprunges von der Ethmoidal-

Digitized by Google

Region. Die Praefrontallücke ist an dieser Ausdehnung nicht betheiligt, sie liegt daher vom Vorderrande des Craniums weiter entfernt (Taf. IX, Fig. 3 *D*). Ihre Seitenränder laufen nach vorn auf den aus dem Boden der Lücke aufsteigenden Internasalknorpel aus, der, von geringerer Breite, die Nasenkapseln einander genähert liegen lässt. Von Hexanchus und Squatina kann dieser Befund in der Art abgeleitet werden, dass man den dort am Vorderrande des Schädels quer verlaufenden Wulst des Internasalknorpels sich bedeutend verdickt, d. h. von vorn nach hinten stärker geworden, aber auch in der Querausdehnung verkürzt denkt. Daraus wird das Verhalten von Cestracion sich ergeben. Durch die Annäherung der Nasenkapseln wird der Internasalknorpel auch in seiner Ausdehnung nach vorn beschränkt, so dass ein Ausschnitt zwischen den Kapseln seine vordere Gränze bildet. Die nasale Lücke (Taf. XVI, Fig. 2 *l*) lagert auf der bei Cestracion fast vollständig in ein Planum umgewandelten Basis cranii. Sie führt, wie bei Hexanchus, unmittelbar in die den Olfactorius bergende Strecke der Schädelhöhle.

Der Ausdehnung des praeorbitalen Theiles der Ethmoidal-Region gemäss durchläuft auch der oben (S. 73) beschriebene Orbita-Nasalcanal eine sehr lange Strecke und hat medial von der Palato-Basal-Articulation seine Lage. Er beginnt dicht über dem Orbitalboden (Taf. II, Fig. 1 *w*) hinter der rinnenförmigen Fläche des genannten Gelenkes und seine Ausmündung findet sich über dem Rande des Austrittes der Nasallücke (Taf. XVI, Fig. 2 *w'*). Dieselbe hat eine viel geringere Ausprägung als bei Hexanchus und Squatina, indem der sie nach hinten abgränzende Ausschnitt am Knorpel sowohl in den lateralen als in den medialen Rand der Nasenkapsel bogenförmig sich fortsetzt.

Die bezüglich der Ethmoidal-Region am nächsten an Heptanchus sich reihende Form findet sich bei Scymnus, dessen Praefrontallücke nach hinten die gleiche Ausdehnung besitzt (Taf. VII, Fig. 3 *D*). Der Rand läuft nach vorn in eine kurze aufwärts gerichtete Knorpellamelle aus, welche zwischen beiden Nasenkapseln sich etwas einsenkt, aber dann an der Basis in einen starken senkrecht abstehenden Knorpelvorsprung sich fortsetzt, der bei Heptanchus nicht angedeutet war. Seitlich von diesem unteren, somit basalen Vorsprung (Taf. I, Fig. 3; Taf. IV, Fig. 3; Taf. XVII, Fig. 4 *V*) findet sich die tiefe Bucht, die in den zur Schädelhöhle leitenden Knorpelcanal führt. Von den bei Scymnus und Heptanchus bestehenden Einrichtungen dieser Art können die Befunde von Acanthias abgeleitet werden. Die Praefrontallücke (Taf. VII, Fig. 4) dehnt sich nach hinten nicht weiter als bei den vorgenannten aus, ihr hinterer Rand ist durch zwei kurze Vorsprünge ausgezeichnet. Die Ausdehnung nach vorn zu ist dagegen bedeutender. Geht man von Heptanchus aus und lässt den dort bestehenden,

Digitized by Google

den Seitenrand der Lücke aufnehmenden vorderen Vorsprung des Internasalknorpels noch bedeutender nach vorn und seitlich zu einer kahnförmigen Gestalt auswachsen, so erhält man die Form des vorderen Schädelfortsatzes bei Acanthias. Derselbe ist ziemlich über die Nasenkapseln hinaus nach vorn entfaltet und zeigt seinen Seitenrand etwas nach aussen umgeschlagen. Er führt mit seiner oberen mit Gallertgewebe gefüllten Vertiefung schräg nach hinten zur Schädelhöhle und besitzt an der unteren convexen Fläche einen medianen leistenförmigen Vorsprung (Taf. VI, Fig. 4 *V*), der als Kiel des Kahnes erscheint. Diesen Kiel hat Acanthias mit Scymnus gemein, mit Heptanchus die vordere Verlängerung.

Die bei Heptanchus und Scymnus hinter der Nasenkapsel gelagerte Bucht ist bei Acanthias medial zur Kapsel gelagert (Taf. XVI, Fig. 4). Die beiden Nasenkapseln sind daher weiter von einander getrennt. Die Bucht läuft vorwärts auf die Unterfläche des kahnförmigen Fortsatzes aus; der »Kiel« scheidet sie von der anderseitigen. In der Bucht öffnet sich der empor führende Canal (*E*), der von der Schädelhöhle durch das Gallertgewebe getrennt ist, welches die Höhlung des kahnförmigen Fortsatzes erfüllt. Ausserdem scheidet noch die Fortsetzung der Dura mater (Taf. VI, Fig. 4 *m*), welche hier ziemlich senkrecht den Grund der Praefrontallücke abschliesst.

Die schon bei Heptanchus vorgebildete Fortsetzung des Schädelknorpels in der Umgebung der Praefrontallücke wird als Rostrum bezeichnet. In Concurrenz mit der als Nasallücke aufgeführten Durchbrechung des Knorpels, führt dieses Rostrum zu eigenthümlichen, bisher nicht richtig aufgefassten Differenzirungen.

Am nächsten an Acanthias reiht sich Centrophorus granulosus, und dieser vermittelt das Verhalten von C. calceus, das ich näher schildern werde.

Die Ethmoidal-Region bietet hier die Eigenthümlichkeit, dass sie bedeutend in die Länge gezogen ist. In ganz geringem Maasse ist das im Vergleich mit Acanthias schon bei C. granulosus der Fall. Es trifft den zwischen Nasengrube und Praeorbitalfortsatz befindlichen Theil des Craniums. Bei Heptanchus und Scymnus ist der bezügliche Abschnitt eine sehr schmale Strecke, die aber bei Acanthias durch grössere Ausdehnung die Verbindung mit Centrophorus herstellt (vergl. Taf. XVI, Fig. 4 u. Fig. 1). Durch diesen verlängerten Theil der Ethmoidal-Region wird die Nasenkapsel weit nach vorn verlegt. Die Nasalincisur (Fig. 1 *E*) bietet in ihrer hinteren Circumferenz dieselbe Lage wie bei Acanthias. Ihr lateraler Rand läuft auf eine Längsleiste (Fig. 1 *E'*) aus, welche zur hinteren Circumferenz der Nasenkapsel führt. Diese Leiste ist bei Acanthias durch einen kantenartigen kurzen Vorsprung angedeutet, der die Incisur lateral umgibt. Bedeutender ist der Vorsprung bei C. granulosus entfaltet, wo er in

Digitized by Google

einen kurzen, senkrecht abstehenden Fortsatz ausgezogen ist. Dicht über der Incisur lagert auch bei Centrophorus calceus die schräg ovale Durchbrechung des Knorpels, welche in die Vertiefung des Rostrums führt. Das Rostrum ist an seinem praenasalen Theile weniger als bei Acanthias und C. granulosus entwickelt. Es bildet einen nur kurzen internasalen Fortsatz, dessen seitliche Ränder oben auf die laterale Umrandung der Praefrontallücke (Taf. VIII, Fig. 1) übergehen. Diese ist schmaler als bei Acanthias, aber viel länger, indem sie sich bis nahe an die supraorbitale Durchtrittsstelle des Ramus ophthalmicus nach hinten erstreckt. Der Kiel des Rostrums ist mächtig entwickelt (Taf. XVI, Fig. 1; Taf. VI, Fig. 1 *V*), er beginnt hinten in gleicher Linie mit der Nasalincisur. Das vordere Ende des Rostrums ist etwas verbreitert und besitzt jederseits einen nach hinten gerichteten Fortsatz (*r' r'*), von welchem ein bis zur Nasenkapsel verfolgbares, an dem vorderen Rand derselben befestigtes Ligament ausgeht. Dieses Ligament bildet die seitliche Begränzung der Schnauze; es ist innig mit dem Integumente verbunden, wo dieses am Seitenrande der Schnauze von der Dorsalfläche zur Unterfläche umbiegt. Den Repräsentanten eines Skeletgebildes kann ich in diesem Bande nicht erkennen, denn wenn man vielleicht versucht wäre, in dem medianen Rostrum und den lateral davon ausgehenden Strängen eine Uebereinstimmung mit dem dreischenkeligen Schnauzenknorpel der Nictitantes und der Scyllien etc. zu sehen, so wird die nähere Prüfung ein anderes Resultat haben. Schon die Erwägung der Befestigungsstelle des Bandes an der Seite der Nasenkapseln macht die Vergleichung unwahrscheinlich. Mit Acanthias wird dieses rostrale Verhalten durch C. granulosus in Einklang gebracht. Letzterer (Taf. VII, Fig. 5) besitzt das gleiche kahnförmige Rostrum wie Acanthias, aber der Vorderrand ist etwas breiter und ist mit einem lateralen Knorpelanhange (*r'*) versehen. Leitet man hievon C. calceus ab, so bedarf es nur einer Reduction des bei C. granulosus stärker entfalteten Randes, um ersteren Zustand mit hervorgehen zu lassen, und da auch bei C. granulosus die Rostralanhänge in Bandstränge sich fortsetzen, ist die Uebereinstimmung eine vollständige. Ebenso reiht sich Spinax hier nahe an (Taf. VII, Fig. 6).

Was die Schnauzenknorpel der Nictitantes betrifft, so finden sie sich nicht bloss in den nächst verwandten Gattungen, sondern auch bei entfernteren vor, wie bei Mustelus, Lamna und den Scyllien. Diese Verbreitung liess sie als den Haien allgemein zukommende Einrichtungen ansehen, denn J. Müller spricht von ihnen als Eigenthümlichkeiten »der Haifische und der Zygaenen«.

Bezüglich ihres specielleren Verhaltens ist vor Allem die Continuität mit dem Cranium zu beachten, die auch J. Müller hervorhebt. Der mittlere unpaare Knorpel (*R*) bildet eine meist senkrecht gestellte Leiste, welche von dem schmalen

Digitized by Google

Internasalknorpel sich fortsetzt (Taf. II, Fig. 2; Taf. V, Figg. 1—3; Taf. VIII, Figg. 2—6; Taf. IX, Fig. 1; Taf. XI, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 2). Er verläuft bogenförmig gekrümmt nach vorn und aufwärts und verbindet sich an seinem Ende mit den ihm entgegen kommenden paarigen Schenkeln (*r*). Diese gehen von der oberen Fläche der Nasenkapseln, genau von der Seite der Umrandung der Praefrontallücke aus, welche hier über und etwas hinter den Nasenkapseln liegt. Sie ist mehr senkrecht gestellt, oder doch schräg von oben und hinten nach vorn und abwärts gerichtet, wieder von der schon erwähnten Membran verschlossen. So verhält sie sich bei Galeus (vergl. Taf. V, Fig. 2). Eine schrägere Stellung empfängt die Praefrontallücke bei Mustelus (Taf. V, Fig. 1), bei welchem das dreischenkelige Gerüste etwas kürzer ist und die paarigen Schenkel nicht mehr in der Mitte der Oberfläche der Nasenkapsel, sondern etwas medial davon entspringen. Diese Verschiedenheiten sind noch mehr bei den Scyllien (Taf. VIII, Figg. 5, 6; Taf. XVI, Figg. 5, 6) ausgebildet. Die Praefrontallücke liegt mit der Stirnfläche in gleicher Ebene, das Knorpelgerüste ist unansehnlicher und seine paarigen Schenkel sind mit ihrem Ursprunge der Medianlinie noch näher gerückt. Mit diesen Veränderungen lässt sich die Beziehung der genannten Schenkel zum Rande der Praefrontallücke in Einklang bringen. Bei Mustelus und Prionodon sind sie weiter als bei Galeus und bei Scyllium weiter als bei Mustelus davon entfernt. Von der Seite der Lücke sind sie noch vor dieselbe getreten.

Diese Knorpel gehören zu den wenigen Theilen des Selachier-Craniums, an denen sich die Deutung bis jetzt versucht hat. »Sie haben immer die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen, aber ihre Bedeutung blieb bis jetzt unklar«, sagt J. Müller*) von ihnen. Rosenthal führt sie in seinen ichthyotomischen Tafeln bei Scyllium catulus und Zygaena malleus als Zwischenkiefer auf**). J. Müller widmet ihrer Vergleichung mehrere Seiten seiner Abhandlung. Er sieht in ihnen eine Verlängerung der Schnauze wie bei den Stören, Spatularien und bei Pristis, aber auch wie bei den Chimären, namentlich Callorhynchus. Durch die Vergleichung mit den sogenannten Schnauzenknorpeln der Chimären scheint, nach Müller, hervorzugehen: »dass die Schnauzenknorpel accessorische, nicht in den allgemeinen osteologischen Plan der Wirbelthiere gehörende Bildungen sind«. Mit Recht wendet sich jedoch Müller von diesem Wege der Vergleichung ab und versucht nach der Lagerung der fraglichen Knorpelfortsätze ihre Bedeutung zu bestimmen. Dass sie nicht zum

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I. S. 164.

**) Ichthyotomische Tafeln, Berlin 1839, Taf. XXV u. XXVI.

Digitized by Google

Oberkieferapparat gehören können, nichts dem verlängerten Kieferapparat der Knochenfische Aehnliches bieten, folgert Müller richtig aus dem Bestehen jenes Oberkieferapparates unterhalb der von den fraglichen Knorpeln gestützten Schnauze der Selachier. Sie werden dem Cranium zugehören, glaubte er, und werden, »da die Nasenkapseln und die vordere Wand der Augenhöhle nicht in ihre Bildung eingehen, der untere als Verlängerung des Vomer, die oberen als Verlängerungen der Frontalia betrachtet werden müssen«. — Spätere Untersucher, wie Molin, haben diesen Theilen nicht so viel Nachdenken gewidmet und sich auf die blosse Beschreibung beschränkt, was ja auch für so manche Andere der einzig richtige und erlaubte Weg der Forschung ist.

Mit jenen »Deutungen« wird man sich heute schwerlich befriedigt erklären können, noch weniger freilich mit der Beschreibung. Was die Beziehungen auf knöcherne Skelettheile betrifft, so haben in der langen Reihe von Jahren, welche seit dem Erscheinen des ersten Theiles der Myxinoiden-Anatomie verflossen, unsere Anschauungen sich derart geändert, dass man weder Vomer noch Frontale in einem Theile eines Knorpelcraniums mehr suchen wird, wenn auch der Gedanke Müller's an den Vomer gewiss kein verfehlter war, da, beiläufig bemerkt, ein homologer Knorpeltheil dem Vomer die primordiale Grundlage abgibt. Dass wir hier es aber nur mit Theilen des continuirlichen Knorpelcraniums zu thun haben, dürfte nicht zu bezweifeln sein.

Die Frage stellt sich also derart: welchen Theilen des Knorpelcraniums entsprechen jene das dreischenkelige Schnauzengerüste bildende Knorpel? Zur Beantwortung lassen wir Säugethiere wie Knochenfische bei Seite und wenden uns zu den Selachiern selbst, dort nach verwandten Zuständen suchend, weil nur aus der Ableitung aus einer ähnlichen Bildung die Erklärung auf Grund der Vererbung möglich wird. Die nächsten Anschlüsse bietet Acanthias und Centrophorus (C. granulosus) dar. Das kahnförmig ausgezogene Rostrum erscheint als die gleiche Einrichtung wie die drei Schnauzenknorpel der Carchariae, wenn wir die zwischen dem unteren medianen und dem oberen lateralen Schenkel befindlichen mächtigen Oeffnungen (Fenster) uns verengert, d. h. die Knorpelspangen nach der Richtung dieser Fenster verbreitert denken, oder wenn wir uns vorstellen, dass die seitlichen Wände des Rostrums von Acanthias durchbrochen seien. Die im letzteren Falle übrig bleibenden Knorpeltheile werden dann die Gestalt der Knorpelschenkel des Rostrums der Nictitantes etc. besitzen, von denen der untere dem Kiele des Rostrums, die seitlichen oberen den Seitenrändern des Rostrums von Acanthias entsprechen. Ich habe zur Vergleichung die Annahme einer Durchbrechung des Rostrums aufgestellt, um die Uebereinstimmung rascher vorzuführen, eigentlich bedürfte es jedoch nicht erst dieser

Digitized by Google

Voraussetzung, denn es besteht auch bei Acanthias in der That eine Durchbrechung des Rostrums, in der Oeffnung nämlich, welche median von der Nasenkapsel in die Höhle des Knorpelcraniums führt (Taf. XVI, Fig. 4 *E*). Bedenkt man die Lagerung dieser Oeffnung und ihre Ausmündung vor dem im Grunde der Praefrontallücke liegenden membranösen Abschlusse der Schädelhöhlenöffnung, so wird begreiflich, dass eine Vergrösserung dieser nasalen Lücke zu der Einrichtung des dreischenkeligen Knorpelgerüstes führen muss. Nicht unwichtig ist die schon bei Centrophorus im Vergleiche mit Acanthias bestehende Erweiterung jener Durchbrechung.

Ist so der Zusammenhang der eigenthümlichen Gerüstbildung mit einer bei anderen Haien bestehenden Einrichtung erkannt, so bedarf die Verschiedenheit des Ursprunges der lateralen Schenkel bei Galeus im Vergleiche mit dem Anfange des Rostrumrandes der Dornhaie noch der Aufklärung. Diese Verschiedenheit steht mit der Lagerung der Nasenkapseln in Zusammenhang. Bei Acanthias ist durch die seitliche Stellung derselben und durch die Verbreiterung des Internasalspatiums das Auslaufen des Rostrumrandes medial von den Nasenkapseln bedingt, ebenso wie bei Prionodon etc. die Annäherung der Nasenkapseln und der schmale Internasalraum den Ursprung des Rostrumrandes, d. h. der paarigen Schenkel des Schnauzengerüstes auf die Nasenkapseln selbst verlegt. Diese Zustände sind somit wiederum unter einander verknüpfbar, und man vermag den einen aus dem anderen hervorgehen zu lassen, wenn man das Internasalspatium der Dornhaie verringert, bei den Nictitantes es sich vergrössert denkt. Bei Mustelus und den Scyllien waren durch den mehr medialen Ursprung der paarigen Knorpelschenkel scheinbare Vermittelungsformen zu Acanthias gegeben, ich sage scheinbare, denn der mehr mediale Ursprung der genannten Knorpelfortsätze lässt seinen Grund ebenso gut in einer Verkleinerung des Schnauzengerüstes erkennen, und es besteht die Möglichkeit, dass in jener Form eine Rückbildung des bei den Nictitantes vorhandenen Verhaltens vorliege. Die Verbindung jener beiden Zustände wird demgemäss durch Ableitung beider von einem indifferenten Zustande her am naturgemässesten geschehen können. Eine solche Ableitung ist von Heptanchus möglich, dessen kurzes Rostrum mit Acanthias die es bildende solide Knorpellamelle gemein hat, indess es mit den Nictitantes etc. die Fortsetzung des Randes auf die Oberfläche der Nasenkapseln theilt. Die in der Wurzel dieses Rostrums befindliche paarige, von unten her gegen die knorpelige Schädelhöhle führende Durchbrechung lässt durch ihre in Vergleichung mit den Fenstern der Nictitantes etc. unbedeutende Ausdehnung die Beziehung zu Acanthias im Uebergewichte erscheinen, verleiht aber dadurch der Verwandtschaft in der Rostrumbildung bei den Nictitantes und Heptanchus einen höheren Werth.

Digitized by Google

Die bisher beurtheilten mehrfachen Formen der Rostra der Ethmoidal-Region sind also als verschiedenartige Differenzirungen aufzufassen, die sowohl durch ihre Verwandtschaft unter sich wie durch die Ableitung von einer gemeinsamen Grundform ihren genetischen Zusammenhang kundgeben.

Zum Schlusse dieser Reihe füge ich noch Sphyrna bei, dessen ausserordentlich in die Quere entfaltetes Cranium in dem Ethmoidalabschnitte die grössten Differenzirungen von den sonst nahe verwandten Gattungen der Carchariae darbietet. Mit dem Schädel von Prionodon stimmt bekanntlich Sphyrna durch die Umbildung des Rostrums in drei Schenkel überein (Taf. IX, Fig. 1). Diese sind kürzer, aber stärker als bei Prionodon und vereinigen sich vorne gleichfalls in eine quere Lamelle, von deren seitlichem Ende noch ein aus Faserknorpel bestehender kurzer Anhang ausgeht. Dieser Anhang ist mit dem für Centrophorus angegebenen Knorpelfortsatz (*r*) homolog. Die hinter dem Rostrum befindliche Praefrontallücke (*D*) ist von bedeutender Weite und das Planum ihres Einganges ist schräg nach vorn gerichtet. Die paarigen schwach abwärts gekrümmten Schenkel des Rostrums entspringen wie bei Prionodon am Rande der Lücke und sind von der Nasenkapsel entfernt, worin ein bedeutender Unterschied von Galeus sich findet.

Die Nasenkapsel selbst ist in einen mächtigen Fortsatz ausgezogen, der massiv vor der Orbital-Region des Craniums entspringt und nach aussen zu sich abflacht und dabei verbreitert (vergl. Fig. 1 auf Taf. IX). Dieser Fortsatz läuft lateral in eine nach vorn gekrümmte Spitze aus, von der an die Oeffnung der Nasenkapsel in medialer Richtung als eine schmale Spalte sich schräg gegen die untere Fläche des Fortsatzendes hinzieht. Diesen Fortsatz will ich als Nasenkapsel bezeichnen, da er wesentlich von derselben und einer Verlängerung ihrer Basis vorgestellt wird. Die Ausdehnung des von der Riechschleimhaut eingenommenen Binnenraumes der Kapsel habe ich in der citirten Figur durch eine punktirte Linie bezeichnet.

Vom hinteren Rande dieses mächtigen Fortsatzes, und zwar von dem lateralen Drittheile seiner Länge, geht ein zweiter Fortsatz (*Pr*) aus, der erst nach hinten und aussen verläuft, dann im Bogen nach vorn sich wendet und in zwei, einen stark gekrümmten Halbmond darstellende Hörner ausläuft. Das vordere Horn (*pr*) ist länger und schlanker; es tritt gegen den hinteren Rand des Endes der Nasenkapsel, mit dem es durch Bandmasse verbunden ist. Das hintere kürzere Horn (pr^1) verbindet sich mit einem dritten, vom Cranium ausgehenden Fortsatze (*Po*, *Po'*, *Po''*), der bereits oben als Praeorbitalfortsatz besprochen ward, als welchen ihn schon Cuvier auffasste. Der von beiden Hörnern umzogene

Digitized by Google

Bogen bildet die flache Orbita, insofern der Bulbus hier eingefügt ist; richtiger wird es sein, den Bogen als einen Theil des Orbitaldaches aufzufassen, welches sich mit der Entfernung des Bulbus von der Orbitalwand des Craniums mit diesem nach der Seite entfernt hat. Der das Orbitaldach tragende Fortsatz ist der vordere Orbitalfortsatz. Da dieser als eine Differenzirung eines vorderen gegen die Ethmoidal-Region zu befindlichen Theiles des Orbitaldaches nachgewiesen wurde, ist die Lageveränderung verständlich, die mit der Ausdehnung der Nasenkapsel erfolgen musste. In der Deutung dieser Theile befinde ich mich in Uebereinstimmung mit Cuvier, aber nicht so mit Stannius*), der abweichend den von der Nasenkapsel entspringenden Praeorbitalfortsatz als einen Theil des Postorbitalfortsatzes aufzufassen scheint. Noch abweichender ist die Deutung Rosenthal's, der Abschnitte des Canalsystems des Integumentes zum Kopfskelete gezogen hat. Einen solchen dem Postorbitalfortsatz eng anlagernden Theil, habe ich im Umrisse (*x*) dargestellt.

Bei der Beurtheilung dieser eigenthümlichen Einrichtung wird man auf die bedeutende Ausdehnung der Nasenhöhle Gewicht zu legen haben; das Geruchsorgan allein ist das Organ, welches durch seine Entfaltung die Querausdehnung der Ethmoidal-Region hervorrief, und benachbarte Theile, wie das Auge, dieser Richtung folgen liess. Ausser dieser partiellen Volumsentfaltung ist noch die Verbindung der beiden Orbitalfortsätze bemerkenswerth, welche bei Prionodon durch ein langes Ligament zu Stande kommt, indess sonst nur noch bei Squatina etwas Aehnliches sich findet. Während bei Squatina beide Orbitalfortsätze verbreitert gegen einander gelagert sind, ist bei Sphyrna eine innige Verschmelzung eingetreten. Die von den beiden Orbitalfortsätzen bei Squatina lateral umschlossene Oeffnung entspricht bei Sphyrna der weiten Oeffnung, welche hinten vom Postorbitalfortsatze abgegränzt wird. Wenn man das Verhalten bei Squatina zu dem von Sphyrna führen will, muss man das genannte Loch bis zum Supraorbitalaustritte des Ramus ophthalmicus sich ausziehend denken, denn dieses fehlt bei Sphyrna, oder fällt vielmehr mit der grossen Oeffnung zusammen, da ebenso wie bei Prionodon die Sonderung des Praeorbital-

*) Zootomie der Fische, S. 45; Anmerkung: »Auf ganz eigenthümliche Weise bildet bei Sphyrna der Processus orbitalis posterior einen langen dünnen, nach auswärts gerichteten Stiel, der hinter dem Bulbus in eine Platte sich verbreitert, von der aus ein Fortsatz schräg zum Processus orbitalis anterior sich erstreckt und ein zweiter einen oberen Augenhöhlenbogen bildet.« Wenn nicht der die Nasenhöhle bergende Fortsatz als Processus orbitalis anterior angesehen wird, ist die Deutung von Stannius mir unverständlich, im anderen Falle ist sie unrichtig, denn das Orbitaldach wird nicht vom hinteren, sondern vielmehr vom vorderen Orbitalfortsatze gebildet, den Stannius als einen Theil des hinteren angesehen zu haben scheint.

Digitized by Google

fortsatzes damit zusammenhängt. Die zweite kleinere Oeffnung, welche bei Sphyrna zum grössten Theile vom vorderen Orbitalfortsatze umzogen und vorn vom Nasenfortsatze abgegränzt wird, ist eine secundäre Bildung, die durch das Auswachsen des Praeorbitalfortsatzes und Verbindung mit der Nasenkapsel erzielt wird. Sie entspricht dem Ausschnitte, welcher bei Prionodon, aber auch bei Mustelus u. a. zwischen Nasenkapsel und vorderem Orbitalfortsatze besteht und bei Acanthias, Centrophorus und den Notidaniden durch einen Canal an der Seite der Nasenkapsel vorgestellt wird. —

In anderer Richtung als bei den Haien findet die Differenzirung der Ethmoidal-Region und des davon ausgehenden Rostrums bei den Rochen statt.

Dieses Rostrum ist aber von dem oben bei den Haien beschriebenen wesentlich dadurch verschieden, dass es stets an seiner Basis undurchbohrt ist, indem wie bei Hexanchus die Canäle fehlen, welche die Rostrumbildungen der Haie zu so eigenartigen Umgestaltungen führten. Die hieher gehörigen Formen unterscheide ich als undurchbohrtes Rostrum. Die Entwickelung dieses Rostrums bedingt eine grössere Breite des Internasalraumes, so dass die Nasenkapseln weiter aus einander rücken. Das Verhalten der Notidaniden gibt somit auch hiefür den Indifferenzzustand ab, sowie frühe Embryonalzustände der Rajae mit jenen der Haie im Verhalten der Kopfform völlig übereinkommen. Die Nasenkapseln entfernen sich nach der Seite vom Cranium. Der Zusammenhang der Rostrumbildung mit der Praefrontallücke des Craniums ergibt sich bei Rhynchobatus. Die Lücke liegt hier vor den Nasenkapseln, ausschliesslich auf dem Rostrum. Man kann dasselbe durch eine bedeutende Ausdehnung des Bodens und der Seitenränder jener Lücke bei Hexanchus in der Richtung nach vorn entstanden sich vorstellen, so dass die Lücke auf einen Theil des Rostrums zu liegen kommt. Durch die laterale Ausdehnung der Nasenkapseln gestaltet sich zwischen diesem und dem Rostrum eine verschieden tiefe Incisur, und dadurch gelangt das Rostrum zu grösserer Selbständigkeit. Bezüglich der Ausdehnung des Rostrums in die Länge stehen die Rhinobatiden und Raja voran. Die grösste Entfaltung aber erlangt es bei Pristis, in dessen »Säge« der Knorpel des Rostrums den Hauptbestandtheil ausmacht. Dass es ein einziges in gewebelicher Beziehung an einzelnen Theilen modificirtes Knorpelstück bildet, davon kann man sich durch die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten kleinerer »Sägen« nicht schwer überzeugen. Es ist desshalb unrichtig, wenn A. Duméril *) von mehreren Knorpeln spricht, und wenn derselbe gar die den

*) Histoire naturelle des poissons, ou Ichthyologie générale, T. I, Sec. partie, S. 471 und 472.

Digitized by Google

Rostralknorpel durchziehenden Canäle auf die drei Rostralknorpel (oder Knorpelschenkel) mancher Haie bezieht — er sagt: »Ce sont les 3 cartilages ordinaires de la portion rostrale du crâne« — so ist das kaum zu begreifen.

In der Hauptsache finde ich das Rostrum von Pristis in folgender Weise gebaut. Der median in der ganzen Länge mächtige Knorpel verdünnt sich nach beiden Seitenrändern und steht an seiner ganzen Oberfläche mit dem Integumente in Verbindung, welches hier manche Eigenthümlichkeiten zeigt. Ueber diese wie über anderes mikroskopisches Detail verweise ich auf die Mittheilungen anderer Untersucher *).

Sowohl am medianen Theile, aber auch seitlich an einigen Stellen bleibt der Knorpel in hyaliner Beschaffenheit, während er an anderen Stellen durch Auftreten verkalkter Plättchen Veränderungen erleidet. Eine solche Kalkkruste überkleidet einmal die gesammte Oberfläche des knorpeligen Rostrums und tritt auf der oberen Fläche über eine die mediane Knorpelpartie der Länge nach durchziehende Lücke hinweg, welche von lockerem Bindegewebe ausgefüllt wird. Diese Lücke finde ich bei dem von mir untersuchten Exemplare nur am hinteren Theile des Rostrums, sie nimmt gegen den zahntragenden Abschnitt ab und wächst gegen das Cranium zu, wo sie sich in die Praefrontallücke fortsetzt. An der Wurzel des Rostrums ist sie auch dorsal von einer wenn auch dünnen Knorpellage umschlossen (Taf. IX, Fig. 7 *n*), weiter nach vorn zu bemerkt man über ihr keinen hyalinen Knorpel mehr, sondern nur ein Dach von verkalkten Plättchen, wie auch sonst an der Oberfläche des Rostrums. Der Zusammenhang dieses Raumes mit der Praefrontallücke, von der das gleiche Füllgewebe sich in ihn erstreckt, gibt hier eine ähnliche Einrichtung wie bei Rhynchobatus zu erkennen, wo das die Praefrontallücke füllende Gewebe sich sogar in einen auf die ganze Länge des Rostrums ausgedehnten Hohlraum fortsetzt (vergleiche Taf. VI, Fig. 3).

Am hinteren Abschnitte ist der mediane Hyalinknorpel ebenso breit als hoch, nach vorn zu verschmälert er sich allmählich, indem die lateral verlaufenden Canäle medial sich einander nähern (vergl. Taf. IX, Figg. 7, 8).

Von dem aus der Praefrontallücke her sich verlängernden medianen Canale müssen die seitlichen Canäle unterschieden werden, welche den grössten Theil des Rostrums einnehmen. Ein medialer weiterer Canal (Taf. IX, Figg. 7 u. 8 *m*) bildet eine Fortsetzung des Praeorbitalcanals. Eine von der Orbita aus eingeführte Borste dringt in ihn mit Leichtigkeit vor. Der äussere oder laterale

*) Williamson, Philosoph. Transactions, 1851, Part. II. Seite 678. — Kölliker, Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift, I, 1860, S. 144.

Digitized by Google

Canal (*l*) ist bedeutend kleiner. An dem zahntragenden Theile der Säge sind die Basen der Zähne (*d*) gegen die äussere Wand des Canales gerichtet. Dieser laterale Canal beginnt erst an der Wurzel des Rostrums mit einer an der Kante desselben gelegenen Spalte, welche nur vom Integumente bedeckt wird.

Beide Canäle besitzen in ihrer knorpeligen Wand ein Pflaster von verkalkten Platten, welche ganz ebenso wie die oberflächlichen Platten des Rostrumknorpels beschaffen sind. Oben und unten stösst diese Schicht mit dem oberflächlichen Pflaster zusammen, und ebenso treffen sich auch die einander entsprechenden Wände der jederseitigen Canäle, so dass zwischen diesen verkalkten Schichten nur kleine Reste hyalinen Knorpels übrig bleiben (vergl. Taf. IX, Figg. 7, 8). Der Verkalkung ihrer Wände verdanken beide Canalpaare ihre Erhaltung an trockenen »Sägen«, an denen durch Schrumpfen der medianen Knorpelpartieen ein neuer Hohlraum entsteht*).

Das Rostrum von Pristis erscheint dem Geschilderten zufolge nicht bloss durch die bedeutendere Ausdehnung von den Rostralgebilden der Rochen verschieden, sondern auch, was viel belangreicher, durch seinen Bau. Während es noch durch den medianen aus der Praefrontallücke fortgesetzten Canal mit anderen Rochen übereinstimmt, ja durch die ziemlich entfernt von der Spitze stattfindende Endigung jenes medianen Canals sich sogar zwischen Rhynchobatus und Raja einordnen lässt, so prägt ihm der Besitz zweier lateraler Canalpaare eine bedeutende Eigenthümlichkeit auf, die es mit keinem der bis jetzt untersuchten Rochen theilt.

Von den eben aufgeführten Bildungen des Rostrums verschieden ergeben sich die Fortsätze der Torpedines. Bei Narcine**) ist der ethmoidale Abschnitt

*) In der Duméril'schen offenbar einem getrockneten Präparate entnommenen Beschreibung des Rostrums wird zwar nur von drei Canälen gesprochen, aber in der Abbildung sind deren fünf vorhanden (vergl. Op. cit. Pl. 9, Fig. 7). Der Mediancanal wird von einer festen Wand umgeben dargestellt, ob das geschrumpfter Knorpel ist oder eine verkalkte Schicht, kann ich nicht ersehen. Die Regelmässigkeit der Contour möchte für Letzteres sprechen, aber dann stimmt das Verhältniss nicht mit meinem Befunde, der dem Mediancanal nur oben und zwar nur auf einer bestimmten Strecke eine Wand von Kalkplatten, sonst aber unveränderten hyalinen Knorpel zuweist. Der Mediancanal ist in der citirten Abbildung fast allseitig von einer bedeutenden Lücke umgeben, welche dem medianen Knorpel entspricht. Sie hat im Querschnittsbilde genau dieselben Umrisse wie jener Knorpel auf meiner Fig. 7. Von den seitlichen Canälen wird der mediale wieder in entsprechendem Verhalten getroffen und auch als Canal gedeutet, der laterale dagegen scheint für eine blosse, durch das Eintrocknen entstandene Lücke gehalten worden zu sein.

**) J. Henle, Ueber Narcine, eine neue Gattung elektrischer Rochen, Berlin 1834. — Auf der von Rosenthal (Ichthyotomische Tafeln) gegebenen Abbildung von T. marmorata fehlt das Rostrum ganz.

Digitized by Google

des Craniums zwischen den Nasenkapseln bedeutend nach vorn zu verlängert und trägt die ansehnliche Praefrontallücke, der vordere seitliche Theil läuft in zwei medial gerichtete Spitzen aus. Der breite Boden dieses Rostrums geht in die Basis cranii über, die Seitenwand ist vor und etwas über der Nasenkapsel durchbrochen. Man könnte so das Knorpelrostrum der Narcinen mit jenem der Nictitantes in Verbindung bringen, denn es bestehen auch bei den ersteren drei Knorpelschenkel, zwei paarige, von den Ecken des breiten Rostrums beginnend und gegen das Dach des Craniums emporsteigend, und ein unpaarer, medianer, unterer, der bei Narcine als eine breite Knorpelplatte erscheint. Durch die letztere wird anscheinend die bedeutendste Eigenthümlichkeit vorgestellt, aber auch in der Verbreiterung der Enden spricht sich ein anderes Verhältniss aus, worin man jedoch eine Uebereinstimmung mit Sphyrna sehen könnte. Wenn die Bildung des Rostrums von Narcine durch das Vorkommen von drei Knorpelschenkeln mit dem Rostrum der Nictitantes verglichen werden konnte, so ist eine andere Frage, ob es von dem gleichen primitiven Verhalten ableitbar ist, d. h. ob die seitliche Lücke, durch welche die Zerlegung in drei Schenkel auftritt, von dem bei Heptanchus, Acanthias und Scymnus bestehenden Knorpelcanal herstammt. Dafür vermag ich keinen überzeugenden Grund anzuführen; ich halte daher die laterale Fensterung des Rostrums von Narcine für eine mit der Ausdehnung des Rostrums gewonnene selbständige Bildung, und zwar um so mehr, als bei der Gattung Torpedo nichts Derartiges vorkommt. Damit verliert die Vergleichung mit den dreischenkeligen Rostris ihren Boden, und die Aehnlichkeit von beiderlei Befunden kann nicht als Homologie gedeutet werden.

Bei Torpedo tritt das Rostrum gegen das von Narcine bedeutend zurück. Es wird durch zwei Fortsätze vorgestellt, welche die kleine Praefrontallücke umfassen. Sie begränzen dieselbe von der Seite her und lassen sie, ohne sich vor ihr zu vereinigen, auch nach unten sich öffnen, indem sie gegen die Schädelbasis zu noch etwas aus einander weichen. Die mediane Verbindung beider Fortsätze geschieht durch straffes Bindegewebe, welches auch über die Lücke hinwegzieht. Die beiden Rostralfortsätze sollen nach Henle bei Torp. marmorata zugespitzt enden (s. dessen Abbildung), was ich nach Untersuchung eines Exemplars aus dem Mittelmeer und eines canarischen Exemplares für irrig halten muss. Vielmehr fand ich das folgende Verhalten: Jeder der in eine aponeurotische Membran eingeschlossenen Fortsätze läuft in eine Knorpelplatte aus, welche mit mehrfachen Längsspalten durchsetzt ist und mit verschieden tief eingeschnittenen Fortsätzen endigt (Taf. XIII, Fig. 3 *R*). Diese treten zum Vorderrande der Körperscheibe und begränzen dieselbe mit ähnlichen, vom Vorderrande des Schädelflossen-Knorpels ausgehenden Fortsätzen, welche für ein mit dem

Digitized by Google

Vorderrand der Körperscheibe parallel gegen die Brustflossen verlaufendes Bündel Gallertröhren eine Unterlage abgeben. Torpedo ocellata besitzt dieselbe Form des Rostrums.

Ist das Rostrum der elektrischen Rochen auch durch manche Eigenthümlichkeiten von dem der anderen unterschieden, so sind doch die Verhältnisse allgemeiner Verwandtschaft nicht zu verkennen, und diese treten uns noch näher, sobald wir die Haie mit in Vergleichung ziehen. Nachdem ich vorhin schon bei der Besprechung von Narcine die Vergleichung mit den dreischenkeligen Rostralgebilden als nicht zutreffend ausschloss, werden andere Haie mit entwickeltem Rostrum geprüft werden dürfen. Das sind von den untersuchten Formen die Dornhaie und Scymnus. Bei diesen setzt sich erstlich die Praefrontallücke auf das Rostrum fort und zweitens bietet das letztere bei manchen eine laterale Entfaltung dar, aus der mit dem Auftreten einer medianen Trennung die Befunde der elektrischen Rochen ohne Zwang ableitbar sind. Würde die mediane Furche, welche das Rostrum von Scymnus oder Spinax bietet (Taf. VII, Figg. 3, 6), sich tiefer gestalten und weiterhin eine Bildung von zwei Rostralspitzen hervorrufen, so wäre damit eine ganz unmittelbare Verbindung mit den Rostris der elektrischen Rochen ausgesprochen. Wenn nun auch eine vollständige Theilung nicht besteht, so ist doch ein erster Schritt dazu in dem Bestehen jener medianen Furche angedeutet, der um so mehr genügt, als die sonstige Verschiedenheit der Cranien eine bedeutendere Nähe der Verwandtschaft ausschliesst.

Grössere Schwierigkeit bietet die Beurtheilung der Rostralverhältnisse bei den Trygonen und den Myliobatiden. Das Fehlen eines in der Weise wie bei anderen Rochen ausgebildeten Rostrums kann zu der Meinung führen, dass die Cranien eher an jene der rostrumlosen Haie anschlössen, wie an Squatina, Cestracion, Hexanchus. Diese Ansicht könnte sich näher begründen lassen, wenn auch im Uebrigen die Cranien übereinstimmende oder ähnliche Verhältnisse mit jenen darböten, was nach allem bisher Ermittelten entschieden in Abrede zu stellen ist. Es wird also ein anderer Weg einzuschlagen, vor Allem jedoch die Thatsache des Mangels eines Rostrums zu prüfen sein. In dieser Beziehung finde ich bei Trygon tuberculata ein sehr bemerkenswerthes Verhältniss. Ein knorpeliges Rostrum fehlt zwar, allein zwischen den beiderseitigen Basalstücken (Taf. XI, Fig. 4 *Bp*) des weit über den Kopf hinaus verlängerten Propterygiums der Brustflosse liegt ein derber Faserstrang (*R*), der sich von dem ihn umlagernden lockeren Bindegewebe um so leichter isoliren lässt, je weiter man ihn nach hinten zum Cranium verfolgt. An letzterem verbindet er sich an derselben Stelle, wo das Rostrum der Rajae ausgeht, oder wo wir den medianen Schenkel

Digitized by Google

des Rostrums der Nictitantes unter den Haien mit dem Schädel verbunden sehen. Der Zusammenhang mit dem Cranium ist ein unmittelbarer, und während benachbartes Fasergewebe leicht vom Cranium abpräparirt werden kann, so dass letzteres ringsum mit glatter Fläche vortritt, geht jener mediane Faserstrang in den Knorpel des Craniums über. Sieht man von dem Gewebe ab, so kann kein Zweifel sein, dass jener Strang ein Rostrum vorstellt, und diese Auffassung behält auch mit Rücksicht auf das Gewebe ihre Geltung, wenn man die Umwandlung von hyalinem Knorpel in Faserknorpel und Bindegewebe zulässt. Trygon pastinaca hat einen ähnlichen, jedoch viel unansehnlicheren Faserstreif (Taf. XIII, Fig. 2 *R*) als medianen Fortsatz des Craniums zwischen den Brustflossen, doch würde man denselben ohne die Kenntniss des Befundes von Trygon tuberculata kaum auf ein Rostrum beziehen. Letztere Art verknüpft also einen noch weiter rückgebildeten Zustand des Rostrums mit der deutlicheren Form.

Für das Verständniss der Rückbildung des Rostrums bei Trygon, namentlich mit Bezug auf die gewebliche Veränderung, gibt das Verhalten der Brustflossen, sowie der Nasenkapseln Aufschluss. Die Ausdehnung der Brustflossen vor dem Cranium, wo sie von jeder Seite her ganz nahe an einander treten, wird die Rostralbildung beschränken müssen, so dass die Rückbildung des Rostrums in dem Maasse eintritt, als jener Vorgang Platz greift. Vor das Cranium tritt ein neuer Theil, ein Abschnitt einer Gliedmasse, der das Rostrum unter veränderte Bedingungen bringt. Da nämlich der praecraniale Theil der Brustflosse in allen seinen Stücken beweglich ist und sogar am Basalknorpel Gliederungen aufweist, so wird das zwischengelagerte Rostrum, dem bei der Schmalheit des Internasalraumes nur eine geringe Dicke zukommen kann, sich jener Beweglichkeit anpassen und daraus seine Umwandlung aus einem starren Fortsatze in ein an den Actionen der praecranialen Flossentheile theilnehmendes Gebilde erklären lassen.

An Trygon reiht sich Myliobatis an, dessen Brustflossen durch die selbständigere Ausbildung ihres praecranialen Theiles zu einer »Kopfflosse« eine neue Differenzirung eingingen, welcher der gänzliche Schwund des Rostrums entspricht. Wenn das Rostrum nur zwischen dem praecranialen Theile der Brustflossen gesucht werden kann, wo bei Myliobatis Nichts davon zu erkennen ist, so kann ein kleines internasal gelagertes, von J. Müller bei Rhinoptera und Myliobatis beschriebenes Knorpelchen nicht hieher bezogen werden. Es liegt »in der Mitte der gemeinsamen Nasenklappe bei Rhinoptera eingeschoben, bei Myliobatis durch Band befestigt«. Ich finde es gleichfalls bei Myliobatis, aber nicht in der bestimmten Form, in der es Müller abbildete.

Durch den Nachweis von rostralen Rudimenten bei Trygon und die

Digitized by Google

Erklärung der bei Myliobatis vollständigsten Rückbildung des Rostrums aus einer Anpassung an die durch die Brustflosse veränderten Beziehungen des Craniums, sind wir im Stande, auch diese Abtheilung der Rochen mit den anderen in Zusammenhang zu bringen und damit für alle Rochen das Rostrum als eine gemeinsame Bildung zu erkennen.

Was die Praefrontallücke der Rochen betrifft, so bietet dieselbe in Lage und Ausdehnung eine grössere Mannichfaltigkeit als bei den Haien. Raja besitzt sie an der Wurzel des Rostrums (Taf. XIII, Fig. 1 *D*). Bei Rhynchobatus ist sie auf zwei Abschnitte getheilt (Taf. IX, Fig. 2 *D*, *D'*), davon der vordere grössere ganz auf dem Rostrum liegt, indess der hintere kleinere in der Parietalregion sich findet. Torpedo besitzt die einfache Lücke zwischen den Nasenkapseln nach unten ausgedehnt und von den beiden Fortsätzen des Rostrums umfasst (Taf. XIII, Fig. 3 *D*; Taf. XX, Fig. 1 *D'*) und bei Trygon ist die bedeutende, vorn stark verbreiterte Oeffnung (Taf. XIII, Fig. 2 *D*) über den grössten Theil des Schädeldaches ausgedehnt, in welcher Form sie bei Myliobatis noch weiter gebildet ist.

Bezüglich der Nasenkapseln und der Stellung ihrer Längsaxe gilt das oben für Rhynchobatus Bemerkte auch für Raja, Pristis und Torpedo, während bei Trygon und Myliobatis die Längsaxe der Kapseln eine quere Stellung aufweist. Auch diese Verschiedenheit ist erklärbar. Bei Rhynchobatus und Raja bildet jede Nasenkapsel einen schräg von vorn nach hinten gerichteten Strebepfeiler für den die Brustflosse aufnehmenden Schädelflossenknorpel und besitzt in jener Richtung die günstigste Stellung für die genannte Function. Aehnlich verhält sich Pristis. Bei Torpedo ist dieselbe Bedeutung der Nasenkapseln in Bezug auf den Schädelflossenknorpel ersichtlich und bei Trygon und Myliobatis ist durch die oben erwähnte Beziehung der Brustflosse zum Cranium die Function der Nasenkapsel als eines Strebepfeilers zurückgetreten, und dem entsprechend die einfache Querstellung ausgeprägt.

Mit dem ethmoidalen Abschnitte des Craniums stehen noch zwei Skelettheile in Verbindung, welche eine verschieden abgestufte Selbständigkeit besitzen und damit als Differenzirungen der Ethmoidal-Region sich ansehen lassen. Ich füge daher die Untersuchung dieser Theile hier bei. Es sind die Nasenflügel-Knorpel und die Schädelflossen-Knorpel.

Nasenflügel-Knorpel.

Unter diesem Namen bezeichnet J. Müller*) einen bei Rochen und Haifischen in der Nasenklappe vorkommenden Knorpel, von dem er Folgendes

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 171.

Digitized by Google

anführt. »Bei den meisten verwächst er mit dem Rande der Nasenkapsel an mehreren Stellen, bei anderen dagegen, selbst bei einigen Haifischen, wie bei denen der Gattung Scyllium, stellt er sich als ein besonderer Knorpel dar.«

Dieser Knorpel bildet stets die Umgränzung des Einganges in die Nasengrube. Obgleich er bei den Haien mannichfache Modificationen aufweist, ist er doch gleichartiger als bei den Rochen gestaltet, deren Nasenflügel-Knorpel von jenen der Haie abzuleiten sind, wie ich darzulegen versuchen werde. Das Verhalten dieses Knorpels will ich von Cestracion genauer beschreiben und daran die Abweichungen anderer Haie anknüpfen. Man kann an dem Knorpel zunächst ein bogenförmiges Hauptstück unterscheiden, als den Theil, welcher den Nasencingang (Taf. XVI, Fig. 2) von oben und aussen umfasst. Es bildet eine fast drehrunde Knorpelspange, die bei anderen verbreitert ist (bei Hexanchus, noch mehr verbreitert und fast ein cylindrisches Rohr bildend bei Heptanchus) oder auch mit drei Kanten ausgestattet erscheint (Acanthias u. a. m.). Dieses Bogenstück verdickt sich in medialer Richtung und sendet einen starken Fortsatz (α) zur medialen Umschliessung der äusseren Nasenöffnung nach abwärts. Sehr schwach ist diese Zacke bei Hexanchus (Taf. XVI, Fig. 3). Ich will sie als vorderen Fortsatz des Bogenknorpels bezeichnen, da sie zu einem anderen Fortsatz stets eine vordere Lagerung einnimmt. Medial ist der Bogenknorpel mit dem Cranium in unmittelbarem Zusammenhang. Nach dieser Verbindung verläuft er wieder nach aussen und hinten, umzieht gleichfalls einen Theil der äusseren Nasenöffnung, geht aber dabei in eine breite Knorpelplatte über, die von der Unterfläche des Craniums durch eine mit einer straffen Bindegewebs-Membran ausgefüllte Lücke (Fig. 2 *l*) getrennt ist. Die Knorpelplatte verbindet sich lateral mit der Knorpelwand der Nasenkapsel, nach vorn zu hängt sie mit dem unteren Schenkel des Bogenknorpels zusammen. Der letztere Theil wird seitlich von der Nasenkapsel durch eine schmalere Lücke geschieden und sendet einen gegen den vorderen Fortsatz sich medial anlagernden Fortsatz (β), der als ein schlankes Knorpelstäbchen mit jenem die äussere Nasenöffnung in zwei Abschnitte scheidet, einen lateralen kleineren (a) und einen medialen grösseren (b). Die Nasengrube am Cranium wird unten von hinten her durch eine Bindegewebshaut verengert, welche vom Integument überkleidet wird. Dieses überzieht auch die beiden gegen einander gerichteten Fortsätze, ohne sie zu verbinden, so dass also die mediale Nasenöffnung mit der lateralen durch eine zwischen beiden Fortsätzen hindurch gehende schmale Spalte communicirt.

Der Nasenflügel-Knorpel ist somit ein ringförmiges Gebilde, welches an zwei Stellen mit dem Ethmoidalknorpel des Craniums verbunden ist und an den dazwischen liegenden Strecken durch verschieden weite Lücken von der

Digitized by Google

Nasenkapsel getrennt wird. Die Lücken zwischen dem Ringknorpel und der Nasenkapsel besitzen eine verschiedene Ausdehnung; im Vergleiche mit Cestracion sind sie bei Acanthias und Heptanchus nur unansehnlich. In manchen Fällen ist ihre Ausdehnung sehr schwer bestimmbar, da die knorpelige Nasenkapsel sie mit ausnehmend verdünnter Lamelle begränzt.

Der Zusammenhang des knorpeligen Ringes mit dem Cranium lässt in demselben ein vom Cranium selbst ausgehendes Gebilde erkennen. Ich kann keinen Grund finden, der den Ring als ein ursprünglich discretes Skeletstück ansehen und den Zusammenhang mit dem Cranium, resp. mit der Nasenkapsel, als eine secundäre Erscheinung betrachten liesse *). Die Lücken sind als durch gewebliche Veränderung entstanden anzusehen, indem der Knorpel an Dicke allmählich abnahm und Bindegewebe an seine Stelle trat.

Die Ringform des Knorpels erleidet eine Modification durch die gegen die Nasenöffnung einragenden Fortsätze. Indem diese Fortsätze sich berühren, wird die Oeffnung ähnlich einer ∞ gestaltet. Es hat sonach den Anschein, als ob zwei Oeffnungen in die Nasengrube führten. Diese Sonderung des Naseneinganges in zwei durch sich gegenseitig berührende Randvorsprünge geschiedene Oeffnungen steht wahrscheinlich mit dem Ein- und Austritte des Wassers in Zusammenhang, welches durch die eine Oeffnung einströmt, durch die andere dagegen den Ausgang nimmt. Die Beobachtung am lebenden Thiere wird entscheiden können, wie sich diese Beziehungen zu beiden Oeffnungen verhalten. Die laterale, meist etwas weiter vorn stehende Oeffnung besitzt den Integumentüberzug dicht am Knorpel befestigt, während an der medialen Oeffnung durch eine vom vorderen Fortsatze des Ringknorpels ausgehende Hautfalte ein »Deckel« oder eine Klappe gebildet wird. Dieser verbirgt die mediale Oeffnung, zu der eine vorn von dem »Deckel« überragte Spalte führt. Jener vordere Fortsatz gewinnt bei vielen Haien eine bedeutendere Ausdehnung, und der Knorpelring selbst zeigt wieder mannichfache Modificationen. Indem er vom Rande der Nasenkapsel her in die Nasengrube sich trichterförmig hinein erstreckt, umgränzt er einen besonderen Raum, eine Art Vorhof der Nasenhöhle. In letztere führt erst vom Grunde des Vorhofs eine Oeffnung. Als Beispiel hiefür mag Mustelus gelten (Taf. XVII, Fig. 6), wo der sonst einfache vordere Fortsatz des Knorpels nicht bloss in die Tiefe der Nasenhöhle sich erstreckt (*a'*), sondern auch in eine breitere Klappe (*a*) sich nach aussen verlängert. Bei Pristiurus ist die Basis dieses

*) Die Vergleichung dieses Ringes mit den Knorpelringen des Nasenrohrs der Myxinen liegt scheinbar sehr nahe, aber an eine Ableitung des ersteren von den letzteren kann schon bei der tiefen Verschiedenheit der amphirrhinen und monorrhinen Form nicht gut gedacht werden. Jedenfalls wäre eine derartige Vergleichung übereilt.

Digitized by Google

Fortsatzes nach der Quere verbreitert und der Fortsatz bildet eine Platte, welche in eine breite, den medialen Theil der Nasenöffnung deckende Hautfalte ragt (Taf. XVI, Fig. 6 *a*). Der mediale Abschnitt des Knorpelringes ist dabei unvollständig, indem er nur durch Bindegewebe repräsentirt wird.

Noch mehr ist dieses Verhältniss bei Scyllium entwickelt; die aus dem vorderen Fortsatze des Knorpelringes entstandene Knorpelplatte läuft in einen oder auch in zwei Zacken aus (Fig. 5 *a*). Sie stützt die Nasenklappe, die von dem unanschnlichen Deckel bei Pristiurus (*Nk*) sich ableiten lässt und durch diese Form zu einem noch kleineren, bei anderen Haien bestehenden Hautanhange führt. Die Nasenklappe der Scyllien*) ist somit als die Weiterbildung einer Einrichtung zu betrachten, welche an anderen Haien nur in geringer Ausbildung vorkommt, sowie der breite Stützknorpel jener Klappe in dem allen Haien zukommenden vorderen Fortsatze des Nasenringknorpels angelegt ist.

Mit der Ausbildung des in einen beweglichen Theil sich erstreckenden Klappenknorpels bleibt die Verbindung des gesammten Nasenringknorpels mit dem Cranium nur medial bestehen. Der den hinteren Fortsatz aussendende Abschnitt des Ringes hat den unmittelbaren Zusammenhang mit der Nasenkapsel verloren. Der Ring ist nach hinten und in medialer Richtung offen, somit zu einem Halbringe geworden, dessen vorderer Abschnitt eben die Knorpelplatte in die Nasenklappe abgehen lässt.

Diese Veränderungen sind bei den Rochen festgehalten und in weitere Umbildungen übergeführt. Bei Raja ist der knorpelige Halbring mit der Nasenkapsel enger verbunden, so dass nur seine Fortsätze vom Rande der Nasenkapsel differenzirt sind. Medial scheint eine völlige Verschmelzung mit der letzteren zu bestehen. Die beiden Fortsätze begränzen wieder den lateralen, frei nach aussen sehenden Abschnitt der Nasenöffnung. Der vordere Fortsatz (Taf. XVI, Fig. 7 *a*) ist bei Raja (R. vomer) an der Basis breit und läuft zugespitzt aus; der hintere Fortsatz ragt wenig in die Nasengrube ein, erreicht aber nicht den vorderen. Bei einer anderen Raja (Taf. XVII, Fig. 1 *a*) besitzt der vordere Fortsatz eine schmale Basis, um sich nach hinten zu bedeutend zu verbreitern und in zwei, je nach einer Seite gerichtete Zipfel auszulaufen. Der laterale Zipfel ist von beträchtlicher Länge. Er entspricht der einzigen Zacke, welche der Fortsatz bei R. vomer besitzt. Stellt man sich das freie Ende des Fortsatzes bei R. vomer lang ausgezogen und bedeutender lateral gerichtet vor, so geht daraus die Form hervor, welche die andere Raja besitzt, wobei noch die Ablösung

*) Ueber die verschiedenen Formen der Nasenklappen bei den Scyllien s. Müller und Henle, Systemat. Beschreibung der Plagiostomen, Taf. I, II, III und VII.

Digitized by Google

eines Theiles des Knorpels von seinem Ansatze an die Nasenkapsel in Betracht kommt (Figur 1 β). Auch der hintere Fortsatz ist bedeutend entwickelt und krümmt sich spiralig gegen die Nasengrube. Er hat seine Lage verändert, indem er aus der lateralen bei R. vomer in eine vordere überging, so dass er einem vorderen Fortsatze nicht mehr, wie bei den Haien, gegenüber steht. Bei beiden Rajae ist also nur ein verschiedener Grad der Ausbildung der beiden Fortsätze vorhanden, die im Wesentlichen übereinstimmen. Diess ergibt sich auch in dem Verhalten zur Nasenklappe, in welche der vordere Fortsatz eintritt. Er stützt dabei aber nur den vorderen seitlichen Theil der Klappe, jenen, der über die Nasengrube hinweg tritt, indess der hintere bis zum vorderen Mundrand reichende Theil der Klappe zwei andere Knorpel in sich aufgenommen hat, die keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Nasenflügel-Knorpel besitzen.

Grössere Selbständigkeit kommt dem Nasenflügel-Knorpel bei Trygon zu, doch bestehen hier bei den Arten manche Verschiedenheiten, wie ich aus der Vergleichung von Tr. pastinaca mit Tr. tuberculata nachweisen kann. Bei Trygon pastinaca (Taf. XIV, Fig. 3) umzieht der Nasenflügel-Knorpel den vorderen Rand der Nasenkapsel und stimmt in der Rückbildung seines bei den Haien auch den Hinterrand umgränzenden Abschnittes mit Raja überein. Der hintere bei Raja in eine laterale, ja sogar vordere Stellung gerückte Fortsatz ist nur angedeutet, dagegen ist der vordere (α) in eine breite, terminal verdünnte Knorpellamelle umgewandelt, die in fünf bis sechs Zacken ausläuft. Sie stützt den grössten Theil der Nasenklappe. Medial schliesst sich noch ein gekrümmtes Knorpelstäbchen (γ) an sie an, welches gleichfalls noch die Nasengrube umrandet und wohl eine Abgliederung des vorderen Knorpels vorstellt. In Anpassung an die minder nach der Quere gedehnte Nasengrube zeigt Tr. tuberculata andere Verhältnisse der Nasenflügel-Knorpel. Der vordere Fortsatz bildet eine dreieckige, schräg dem Nasenkapselrande angefügte Platte (Taf. XI, Fig. 4 α) mit terminalen Zacken. Die Platte articulirt lateral mit einem kleineren dreieckigen Knorpel (β), der den vorderen seitlichen Rand der Nasengrube einnimmt und sich mit seinem medialen Rande unter die Platte schiebt. Er entspricht dem bei Tr. pastinaca continuirlich mit der Platte verbundenen cylindrischen Knorpelstreif. Die Verbindung beider Stücke ist derart, dass eine Bewegung des lateralen Knorpelstückes auch auf die mediale Platte einwirkt, dieselbe hebt oder senkt*). Den hinteren bei Tr. pastinaca vermissten Fortsatz des Nasenflügel-

*) An das hintere zugespitzte Ende des Knorpels tritt die sehr lange Sehne eines, wie es mir schien, vom Basale des Propterygiums der Brustflosse kommenden Muskels.

Digitized by Google

Knorpels finde ich bei Tr. tuberculata durch eine ganz dünne Knorpellamelle vorgestellt, welche in eine entsprechend gelagerte Hautduplicatur eingebettet ist, jedoch des Zusammenhanges mit dem lateralen Knorpel entbehrt. Da der bei Tr. pastinaca bestehende mediale Knorpelstab fehlt, so ergibt sich die Sonderung des Nasenflügel-Knorpels in beiden Arten von Trygon als eine ziemlich verschiedene, und nur die Ausbildung des vorderen Fortsatzes in eine ausgezackte Platte (*a*) bildet ein gemeinsames Moment, welches zugleich die Anknüpfung an andere Rochen, sowie an die Haie vermittelt.

Diese Form des Nasenflügel-Knorpels ist auch bei den Myliobatiden vorhanden, die in dem Besitze eines medial gekrümmten hinteren Fortsatzes an Tr. tuberculata und die Rajae sich anschliessen, den vorderen Fortsatz dagegen als eine breite terminal ausgezackte Platte aufweisen. So verhält sich Myliobatis und Rhinoptera, bei denen diese Knorpel von J. Müller sorgfältig beschrieben sind (vergl. auch dessen bildliche Darstellungen in: Myxinoiden, I, Taf. IX, Figg. 12 u. 13 *u*). Im Vergleiche mit Tr. pastinaca findet sich in der Divergenz der beiderseitigen aus dem vorderen Fortsatze entstandenen Platten eine Verschiedenheit, welche wie bei Tr. tuberculata der Zwischenlagerung eines neuen des Zusammenhanges mit der Nasenkapsel entbehrenden Gebildes entspricht. Obwohl J. Müller auch dieses Knorpelstück (s. die citirten Abbildungen *uu*) als Nasenflügel-Knorpel und zwar als »inneren« bezeichnet, so ist diese Zugehörigkeit zur Nasenkapsel doch mit Bestimmtheit in Abrede zu stellen, wie unten in dem von den Lippenknorpeln handelnden Abschnitte nachgewiesen werden wird.

Aus der vorgeführten Vergleichung der Nasenflügel-Knorpel der Selachier ist eine Differenzirungsreihe ersichtlich, welche aus anfänglich einfachen und zugleich eng mit dem Cranium verbundenen Theilen zu complicirteren und dabei gegen das Cranium sich selbständig verhaltenden Bildungen führt. Ein Knorpelring hat sich vom Cranium gesondert, und während er auflhört geschlossen zu bleiben, bildet sich ein von ihm ausgehender Fortsatz in eine Platte um, die dem beweglichen Nasenvorhang eine Stütze abgibt, sowie andere Theile des Ringes wiederum in besondere Stützorgane des Einganges der Nasengrube sich umbilden. In der Mannichfaltigkeit dieser Vorrichtungen sind jedoch immer bestimmte Beziehungen zum Schutze der Nasengrube, sowie zur Regulirung des dieselbe durchziehenden Wasserstromes erkennbar.

Schädelflossen-Knorpel.

Diese gleichfalls von J. Müller genauer Untersuchung unterzogenen, aber schon von Cuvier und von Meckel gekannten Knorpel werden allgemein als

Digitized by Google

nur den Rochen zukommende Skelettheile betrachtet. Durch ihr Fehlen bei den Haien musste die Feststellung ihrer Bedeutung erschwert werden. Es ist daher begreiflich, wenn J. Müller*) sie nur für Das nahm, was sie bei den Rochen vorstellten, als »eine blosse Copula der Wurzel der Brustflosse und des Schädels bei den Rochen, oder des Schädels und der gemeinschaftlichen Wurzel der Brust- und Kopfflosse bei den kopfgeflügelten Rochen Cephaloptera, Myliobatis, Rhinoptera«, und nicht glaubt, »dass diese Knorpel etwas Aehnliches bei anderen Knorpelfischen haben«. Sie haben aber dennoch etwas Aehnliches bei anderen Selachiern, denn die Notidaniden besitzen ein paar Knorpel, die nur auf die Schädelflossen-Knorpel der Rochen beziehbar sind.

Bezüglich dieser Gebilde finde ich Folgendes: bei Hexanchus geht der Praeorbitalrand der Ethmoidal-Region in geringer Sonderung von oben und von der Seite nach abwärts und läuft in einen massiven Knorpelfortsatz aus, der nach hinten und auswärts gerichtet ist (Taf. I, Fig. 2; Taf. IV, Fig. 2; Taf. X, Fig. 1 *M*). Die Basis dieses Fortsatzes hängt nur lateral mit dem Rande des Ethmoidalknorpels zusammen, medial tritt sie an die Basis des ethmoidalen Abschnittes über, dicht hinter der nasalen Incisur. Dieser Fortsatz ist etwas uneben, terminal wenig dünner und vor dem Ende mit einer durch ein Ligament überbrückten Incisur versehen. Der Zusammenhang mit dem Cranium zeigt in ihm einen unmittelbaren Fortsatz des letzteren. Derselbe Fortsatz besteht in etwas geänderter Form bei Heptanchus. Der praeorbitale Ethmoidalrand läuft, viel stärker als bei Hexanchus vorspringend, in einen starken, abwärts gerichteten Fortsatz aus (Taf. I, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 1; Taf. X, Fig. 2), von dem in einiger Entfernung von seiner grössten Vorragung ein schlankeres Knorpelstück (*M*) in derselben Richtung wie bei Hexanchus abgeht. Dasselbe lagert sich in die Haut der Oberlippe ein und kann somit leicht für einen Lippenknorpel gelten. Am Anfang mehr rundlich, erscheint es gegen sein Ende zu mehr abgeplattet und vor der Mitte seiner Länge mit einer Oeffnung durchbohrt. Die zweifellose Continuität dieses Knorpels mit dem Cranium verbietet in ihm einen anderen als zum Cranium gehörigen Theil zu erblicken. Dass es derselbe Knorpel wie bei Hexanchus ist, lehrt sowohl die Stelle, wo er vom Cranium entspringt, wie auch seine Richtung. Die Verschiedenheit beider besteht in der grösseren Sonderung des Knorpels bei Heptanchus, welche auch an der Befestigungsstelle sich ausspricht.

Somit drückt sich an dem Knorpel in beiden Notidaniden-Gattungen der Charakter der Gesammterscheinung der Cranien aus, die dicke und plump gestaltete

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, II, S. 173.

Digitized by Google

Form des Fortsatzes kommt dem breiten und massiven Cranium von Hexanchus zu, die schlanke und zierliche dem schmalen und leichter geformten Cranium von Heptanchus.

Wenn die Einlagerung des Knorpels bei Heptanchus in die Haut der Oberlippe zur Deutung des Knorpels als Labialknorpel Anlass gibt, so wird diese Meinung durch das Fehlen von Labialknorpeln bei Heptanchus bestärkt werden. Dann wären die oberen Labialknorpel, mindestens ein Paar derselben, bei Heptanchus mit dem Cranium continuirlich verbunden, und es bliebe die Frage zu erörtern, ob die Labialknorpel der anderen Selachier von solchen mit dem Schädel zusammenhängenden Knorpeln, wie sie die Notidaniden besitzen, ableitbar wären, ob sie ursprünglich Fortsätze des Craniums vorstellten, die sich allmählich differenzirten, oder ob der die Notidaniden auszeichnende Zustand aus einer Verwachsung ursprünglich freier Labialknorpel hervorging. In diesem bei Heptanchus sich ergebenden Falle der scheinbaren Homologie des fraglichen Knorpels mit einem Labialknorpel würde die Homologie mit den Schädelflossen-Knorpeln nicht bestehen können, denn bereits Joh. Müller hat gezeigt, dass Schädelflossen-Knorpel und Labialknorpel ganz differente Bildungen sind, da beide zusammen bei Narcine vorkommen.

Bei Heptanchus, der keine anderen Knorpel in den Lippen besitzt, kann die Frage nicht gelöst werden. Aber Hexanchus entscheidet sie, denn er besitzt ausser jenem fraglichen nicht in der Lippe lagernden Knorpelfortsatz zwei distincte obere Lippenknorpel, die mit dem Schädelfortsatz keinerlei Verbindung wahrnehmen lassen. Da nun bei keinem Selachier mehr als zwei obere Lippenknorpel beobachtet sind, da ferner der fragliche Knorpelfortsatz bei Hexanchus keines der bekannten Verhältnisse eines Labialknorpels darbietet, so ergibt sich kein annehmbarer Grund für die Deutung des Fortsatzes als eines Labialknorpels. Wenn sich nun so erweisen lässt, dass der Fortsatz bei Hexanchus nicht als Labialknorpel gedeutet werden darf, so muss das auch für Heptanchus gelten, denn der Fortsatz desselben ist unzweifelhaft jenem von Hexanchus homolog.

Damit wäre die Annahme einer Homologie des Fortsatzes mit einem Lippenknorpel beseitigt, und die Lagerung des Knorpels bei Heptanchus kann als eine durch die Gestaltung des Oberkieferknorpels und seine Lage zur Ethmoidal-Region zu Stande gekommene Eigenthümlichkeit betrachtet werden. Ein den Lippenknorpeln fremdes Gebilde ist in die Beziehungen derselben eingetreten. Diese Beziehungen sind aber nicht ganz dieselben wie bei den ächten Lippenknorpeln; das geht einmal aus der vom Mundwinkel entfernteren, mehr medialen Lage und dann aus dem Zusammenhange des Fortsatzes mit dem Cranium hervor.

Digitized by Google

Es fragt sich nun, welche andere Deutung dem Fortsatze zukommen müsse. Den übrigen Haien fehlt er, auch Squatina besitzt ihn nicht. Dagegen ist die Ursprungsstelle des Fortsatzes nicht selten sehr ausgeprägt. So bei Centrophorus und Acanthias. Bei letzterem findet sie sich nicht nur in ganz übereinstimmender Weise mit Heptanchus, sondern sogar noch bedeutender entwickelt, so dass man den betreffenden Vorsprung (Taf. II, Fig. 3 *M''*) als das Rudiment des Fortsatzes ansehen könnte. Ist die bei den Notidaniden in einen Fortsatz verlängerte Stelle auch bei anderen Haien noch als Vorsprung bemerkbar, so wird darin eine grössere Verbreitung der Fortsatzbildung angedeutet sein, und diese Formen vermitteln so den Uebergang zu dem gänzlichen Fehlen der bezüglichen Protuberanz.

In einer anderen Weise verhalten sich die Rochen. Hier findet sich ein Knorpel in Articulation mit dem Ethmoidalabschnitte. Bei Trygon (Taf. III, Fig. 5; Taf. XI, Fig. 4; Taf. XIII, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 3 *M*) und Myliobatis ist dieser Knorpel kurz, gegen das Ende verbreitert und abgeflacht. Stärker ist er bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2 *M*), noch bedeutender bei Rhynchobatus (Taf. IX, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 1) und Raja (Taf. XIII, Fig. 1), am grössten bei den Torpedines. Dieser zur Verbindung des Craniums mit den Brustflossen dienende Knorpel unterscheidet sich in zwei Punkten von dem Knorpelfortsatze des Craniums der Notidaniden. Erstlich articulirt er stets mit dem Schädel in einem sehr ausgebildeten und in den einzelnen Abtheilungen mannichfaltig differenzirten Gelenke, er ist somit kein blosser Fortsatz des Craniums, sondern ein discreter Skelettheil. Zweitens ist die Verbindungsstelle des Knorpels anscheinend eine andere. Er ragt nicht hinter und unter der Nasenkapsel vor, wo der Fortsatz der Notidani entsprang, sondern ist in mehr lateraler Stellung der Nasenkapsel angefügt. Diese beiden Differenzpunkte können, so lange sie der genaueren Prüfung entbehren, zu einer Abweisung der Homologie zwischen Schädelflossen-Knorpel und dem Fortsatze der Notidaniden verwerthet werden. Ihre Prüfung wird uns aber zu einem anderen Ergebnisse führen.

Was zunächst die Verschiedenheit der Verbindungsstelle betrifft, so ist diese allerdings in Beziehung auf die allgemeine Lagerung zum Cranium vorhanden. Es ist aber zu bemerken, dass die Articulation der Schädelflossen-Knorpel der Rochen nicht bei allen dieselbe ist. Bei Rhynchobatus articuliren die Knorpel am hinteren Rande der Nasenkapseln. Bei Trygon und Myliobatis etwas mehr lateral, aber doch mit ausgesprochener hinterer Verbindung. Fast ebenso finden sich die Schädelflossen-Knorpel von Raja. Bei Narcine sind sie nach Henle an der oberen Fläche der Nasenkapseln an einem dort entspringenden kurzen Fortsatz eingelenkt. Bei Torpedo endlich ist die Articulation über

Digitized by Google

und vor die Nasenkapseln gelegt, wo sie wieder von einem starken Fortsatze getragen wird, den ich bei Torpedo marmorata besonders ausgebildet sehe. Die Verbindungsstelle wechselt also bedeutend, sie ist bald etwas hinter den Nasenkapseln, bald zur Seite, bald mehr vor denselben. Damit wird ein guter Theil der Verschiedenheit aufgehoben, welche bezüglich der Ursprungsstelle des Fortsatzes der Notidaniden und der Articulationsstelle der Schädelflossen-Knorpel der Rochen obzuwalten scheint. Die erstere Localität entspricht zwar noch nicht einer der letzteren Oertlichkeiten, auch nicht der am weitesten nach hinten gelegenen (bei Myliobatis), sie reiht sich jedoch denselben an. Aber auch diese Differenz wird vermindert durch die Erwägung der bei den Rochen aufgetretenen Veränderung in der Stellung der Nasenkapseln. Es ist schon oben bemerkt worden, dass bei den Haien die Ausdehnung der Nasenkapseln von vorn und medial nach hinten und lateral verläuft, oder sie sind rein in die Quere gerichtet. Die Längsaxen beider Nasenkapseln fallen darin zusammen. Bei den Rochen ist entweder Querstellung der Nasenkapseln vorhanden oder es besteht eine Divergenz nach vorn zu, welche oben (S. 97) aus den Beziehungen zur Brustflosse gedeutet wurden. Durch letzteres Verhalten werden am Hinterrande der Nasenkapsel gelagerte Gebilde an die Seite derselben gelangen müssen. Eine Betrachtung der auf Taf. XIV, in Fig. 1 von Rhynchobatus, in Fig. 2 von Pristis gegebenen Darstellung wird das genügend erläutern, und es wird daraus zu erkennen sein, dass die Verbindungsstelle des beweglichen Schädelflossen-Knorpels dem bei den Notidaniden in den Knorpelfortsatz ausgezogenen Theile der Ethmoidal-Region entspricht.

Für den zweiten Punkt, in welchem die continuirliche Verbindung des Fortsatzes mit dem Schädel der beweglichen Einlenkung des Schädelflossen-Knorpels gegenüber steht, werden die functionellen Beziehungen beider Theile in Betracht zu nehmen sein. Darin werden sich die Momente für die Erklärung des Ueberganges eines blossen Fortsatzes in einen selbständigen Skelettheil, das ist der Lösung des Fortsatzes aus seinem ursprünglichen Zusammenhange finden müssen.

Es ist bekannte Thatsache, dass die Brustflossen der Rochen in ihrer Beziehung zum Schädel ontogenetisch eine secundäre Bildung vorstellen, denn sie erscheinen in ihrem ersten Zustande jenen der Haie ganz gleich *). Erst allmählich entsteht bekanntlich ein Auswachsen der Flossen nach vorn zu, wobei der ursprünglich wie bei den Haien freie Kopf seitlich umwachsen wird.

*) In den von Wyman beschriebenen und abgebildeten frühen Stadien von Raja ist die Brustflossen-Anlage eine schwache Längsleiste, und ebenso finde ich sie bei Acanthias angelegt. Vergl. Taf. XXI, Figg. 1, 2 *P*.

Digitized by Google

Daraus ist zu schliessen, dass das die Rochen charakterisirende Verhalten der Brustflossen auch phylogenetisch aus einem den Haien ähnlichen Zustande sich hervorbildete. Wenn nun die Rochenform sich aus der Haiform entwickelt hat, so muss für den Schädelflossen-Knorpel der Rochen ein Zustand existirt haben, in welchem dieser Theil die Verbindung der Brustflosse mit dem Schädel noch nicht vermittelte. Für diesen für das spätere Verhalten indifferenten Zustand bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist der Schädelflossen-Knorpel durch die Brustflosse an den Schädel gelangt, oder er befand sich schon vor dem Antritte der Brustflosse an den Kopf am Skelete des letzteren. Im ersteren Falle wird der Knorpel einen Theil der Brustflosse gebildet haben, im letzteren einen Theil des Kopfskeletes. An dem Brustflossen-Skelete keines Haies, auch bei Squatina nicht, existirt ein auf den Schädelflossen-Knorpel beziehbarer Theil, und bei den Rochen erweist sich der Schädelflossen-Knorpel schon durch seine Verbindung mit sehr verschiedenen Theilen der Brustflosse als ein dieser fremdes Gebilde. Den deutlichsten Beweis liefern die Torpedines, bei denen das vorderste Ende der Brustflosse nur durch ein oft sehr langes Band mit dem terminalen Ende des Schädelflossen-Knorpels verbunden ist.

Es bleibt also der genannte Knorpel wegen der Verschiedenheit seiner Beziehungen zur Brustflosse und bei der Constanz seiner Beziehungen zum Cranium nur als ein zum Kopfskelet gehöriger Theil zu betrachten. Denn eine dritte Möglichkeit, die ihn als eine gänzliche Neubildung gelten liesse, wird ausgeschlossen bleiben müssen, so lange für die Vergleichung mit bereits vorhandenen Bildungen Anhaltepunkte bestehen. Ich komme daher auf jenen Knorpelfortsatz der Notidaniden zurück. Denken wir uns die Brustflossen-Entwickelung der Rochenform an einem Selachier dessen Cranium jene fraglichen Fortsätze trägt, so wird die Flosse mit ihrem Vorwärtswachsen nothwendig die Stelle erreichen, wo sie mit dem Fortsatze in Verbindung tritt. Nach erfolgter Verbindung der Flosse mit dem Schädelfortsatze wird der letztere unter dem Einflusse der Flossenaction stehen, und daraus muss eine Aenderung der Art der Verbindung des Fortsatzes mit dem Schädel hervorgehen. Beachtet man den Umstand, dass der Fortsatz bei Heptanchus an seiner Basis etwas dünner ist, als entfernter davon, dass also hiemit für eine Abgliederung von der Ursprungsstelle eine Art von Vorbereitung gegeben ist, so ist es keine kühne Hypothese mehr, die erfolgende Abgliederung vom Cranium als das Ergebniss der Verbindung mit einem mächtige Bewegungen ausführenden Körpertheile, eben der Brustflosse, zu sehen. Die Abgliederung erscheint als eine Anpassung an die neue Beziehung, die erst bei den Rochen erlangt wird. Die Articulation mit dem Cranium ist eine nach der Abgliederung erfolgte Einrichtung, sowie die Abgliederung

Digitized by Google

nach der Verbindung mit dem Brustflossen-Skelete eintrat. Durch diese Beziehung zur Brustflosse wird die Homologie des Schädelfortsatzes der Notidaniden mit dem Schädelflossen-Knorpel der Rochen verständlich, weil aus der Verbindung mit der Brustflosse die Ablösung des Fortsatzes vom Cranium erklärt werden kann. Eine ähnliche Erscheinung ist auch an anderen Theilen des Skeletes erkennbar *).

Nachdem ich den Schädelflossen-Knorpel der Rochen als von einem schon in einer Abtheilung der Haie vorkommenden Fortsatze der Ethmoidal-Region des Craniums herstammende Bildung erklärt habe, wird auch nach der Bedeutung dieses Fortsatzes gefragt werden können. Sein Vorkommen in den beiden Gattungen der Notidaniden, wo er bei der einen deutliche Beziehungen zur Oberlippe besitzt, die er bei der anderen entbehrt, ferner die in einer Protuberanz bei Acanthias und Centrophorus bestehende Andeutung des Fortsatzes, endlich die allgemeine Verbreitung des aus dem Fortsatze hervorgegangenen Schädelflossen-Knorpels bei den Rochen, der als ein der gemeinsamen Stammform zukommendes Gebilde angesehen werden muss: alle diese Thatsachen lassen auf einen tiefer gelegenen Ursprung dieses Theiles schliessen. Da derselbe in seiner niedersten Form als Schädelfortsatz erscheint, wird er in dieser Beziehung

*) Von den zahlreichen Beispielen, die für die Sonderung von zusammenhängend angelegten Skelettheilen in discrete Gebilde vorkommen, seien hier einige hervorgehoben: Zuerst die Wirbelsäule, deren einzelne Abschnitte, die Wirbel, an ihren Körpern aus der Differenzirung eines continuirlichen Knorpels hervorgehen. Das Factum ist das gleiche, aber das die Sonderung bedingende Moment kann einer anderen Deutung unterliegen, indem die Gliederung der Wirbelsäule aus der Metamerenbildung ableitbar ist. Dadurch kann jeder Wirbel als etwas in der Vererbung sich selbständig Erhaltendes beurtheilt werden, wofür der Ausdruck in der Sonderung der im continuirlichen Knorpelrohre gegebenen Anlage sich wiederholt. Viel bestimmter erscheinen dagegen die unteren Bogenbildungen der Wirbelsäule (Rippen am Rumpftheile, untere Bogen am caudalen Abschnitte) als Belege für die Veränderlichkeit der Verbindungsweise nach den in äusseren Bedingungen gegebenen Anpassungen. Die von den Wirbeln ausgehenden unteren Bogen werden an dem einen veränderlichen Raum umschliessenden Abschnitte, der damit in seinen Wandungen Beweglichkeit empfängt, zu den beweglich mit der Wirbelsäule verbundenen Rippen, indess sie an dem caudalen Theile die unbeweglichen unteren Bogen bilden. Die Anpassung des letzteren Verhaltens geschieht an dem in seinen Contentis eine gewisse Stabilität zeigenden Caudalcanale, im Gegensatze zu der in Bezug auf das Volum veränderliche Organe einschliessenden Rumpfhöhle. Ueber dieses Verhältniss s. meine Grundzüge 2. Aufl., S. 617. Ueber die Homologie der Rippen und unteren Bogen specielle Nachweise in meinem Aufsatze »Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc.«, Jenaische Zeitschrift, Bd. III, S. 406. — Auch an den Radien des Gliedmassenskeletes sind Abgliederungen im Laufe der embryonalen Entwickelung bemerkbar, welches ererbte Verhalten gleichfalls nur durch den aus einer Anpassung an die Function erworbenen Zustand erklärbar ist.

Digitized by Google

in noch niederern Formzuständen des Craniums bestanden haben. Ein Urtheil über eine solche Schädelform entbehrt jedoch für jetzt noch der thatsächlichen Unterlage, da Anknüpfungen an das Kopfskelet der Cyclostomen, an welche zunächst gedacht werden kann, sich nicht sicher genug begründen lassen.

Das Bestehen des Fortsatzes bei den Notidaniden kann mit der niederen Stufe, welche letztere den übrigen Haien gegenüber einnehmen, in Verbindung stehend gedeutet werden. Das Fehlen jener Theile bei den übrigen Haien entspricht der höheren Differenzirung derselben. Der Fortsatz ist rückgebildet, nachdem er in der Organisation der Haie keine Verwendung fand. Damit harmonirt die in höher entwickelter Form sich äussernde Erhaltung des Fortsatzes als Schädelflossen-Knorpel bei den Rochen. Die Verwendung des Knorpels als Verbindungsglied der Brustflosse mit dem Schädel, im Vergleiche mit den Haien eine neue Function, erscheint als der das Fortbestehen wie die Weiterentwickelung des genannten Knorpels bedingende Factor. Jene neue Function bietet zugleich nach ihren verschiedenen Abstufungen den Anlass für mannichfaltige Umformungen.

Jene Fälle, in denen die Brustflosse mit der Basalreihe der Glieder des Propterygiums den Schädelflossen-Knorpel erreicht, werden den neuen Zustand in seiner niedersten Form vorstellen. Wir finden denselben bei Rhynchobatus und Pristis, der Knorpel dient weniger als Stütze der Flosse, denn als ein Verbindungsglied mit dem Cranium. Bei Raja ist die Flosse weiter über den Schädelflossen-Knorpel hinaus entwickelt. Das Ende des Propterygiums erstreckt sich bis nahe an die Verlängerung des Schädels in das Rostrum, und der genannte Knorpel ist hier Stütze des Flossen-Skeletes geworden.

Der Schädelflossen-Knorpel besitzt bei den erwähnten Gattungen eine ziemlich übereinstimmende Gestalt (vergl. die Figg. 1 u. 2 auf Taf. XIV; Fig. 1 auf Taf. XVII), mit stärkerem Basaltheile der Nasenkapsel, mit dünnerem, aber breiterem Ende der medialen Fläche des bezüglichen Flossen-Skeletes angefügt. Eine schwächere Ausbildung des Knorpels ist bei Trygon (Taf. III, Fig. 5) erfolgt. Hier legt sich der mediale Rand des Propterygiums nicht bloss an den Schädelflossen-Knorpel an, sondern tritt auch vor diesem an den Vorderrand des Craniums (Vorderfläche der Nasenkapseln), so dass die beiderseitigen Brustflossen sich vor dem Schädel median vereinigen. Dieses Verhältniss waltet auch bei Myliobatis und Rhinoptera ob. Es ist, wie zuerst J. Müller zeigte, von einer eigenthümlichen Differenzirung des Propterygiums begleitet, indem an der Basalreihe desselben die vorderen, vor dem Kopfe befindlichen Radien bedeutender entwickelt sind. als die unmittelbar darauf folgenden, während weiter nach hinten wieder eine allmähliche Zunahme der Radienlänge bis zur grössten Breite

Digitized by Google

der Flosse erfolgt. Dadurch kommt ein vorderster Abschnitt am Propterygium als Kopfflosse zum Vorschein, die bei Cephaloptera am selbständigsten erscheint. Bei allen diesen hat, wie bei Trygon, das Cranium einen Theil der Verrichtung des Schädelflossen-Knorpels übernommen, indem der vordere Flossentheil ihm unmittelbar angelagert ist, und daraus erklärt sich die im Vergleiche mit den Rajae und mit Rhynchobatus viel geringere Ausbildung des Schädelflossen-Knorpels.

Andere Verhältnisse bestehen bei den Torpedines. Der Schädelflossen-Knorpel verbindet sich nur durch ein Ligament mit dem Ende der Brustflosse und besitzt dabei eine bedeutende Ausbildung. Diese kann hier weniger von der Verbindung mit der Brustflosse abgeleitet werden, als von einer Beziehung zu dem vorderen Körperrande, welchen der genannte Knorpel stützen und abgränzen hilft. Es liegt also hier der Fall vor, dass die Erhaltung des Knorpels weniger von der Brustflosse, als von einer anderen Function abhängen muss. Dadurch wird die andere Annahme nicht ohne Weiteres beseitigt, denn es bestehen Gründe, das Verhalten der Brustflosse zum Schädelflossen-Knorpel bei den Torpedines aus dem bei den Rajae und bei Rhynchobatus gegebenen abzuleiten, und es in dieser Hinsicht als ein secundäres zu betrachten. Diese Gründe finden sich in dem geänderten Verhalten der Brustflosse zum Seitenrande des Kopfes und des Kiemengerüstes, von welchen Theilen die Brustflosse der Torpedines durch das elektrische Organ getrennt wird. Wenn letzteres Organ kein ursprünglich allen Rochen zukommendes vorstellt, also auch nicht bei der Stammform der Rochen sich schon fand, so werden die Torpedines eine erst von den anderen Rochen abgezweigte Gruppe vorstellen.

Dafür aber, dass die nicht elektrischen Rochen ursprünglich die gleichen elektrischen Organe wie die Torpedines besassen, findet sich keine Andeutung vor. Wir sehen also in dem Auftreten der von den Brustflossen umschlossenen elektrischen Organe eine die Torpedines vom Rochenstamme sondernde Erscheinung, und gelangen daraus zu der Folgerung, dass die bedeutende Ligamentverbindung zwischen der Brustflosse und dem Schädelflossen-Knorpel aus einer directeren Verbindung zwischen den beiden Skelettheilen hervorging. Die Entfernung des vorderen Endes des Propterygiums vom Schädelflossen-Knorpel erklärt sich dann aus dem durch das elektrische Organ bedingten Zurückweichen der gesammten Brustflosse, welche von der Seite des Kopfes und der Kiemensäcke abgedrängt ward.

Indem durch diese Entfernung der Brustflosse der Schädelflossen-Knorpel frei wird, ergänzt er die Lücke, welche zwischen Kopf und Flossenende erscheint, und gewinnt damit Beziehungen zum Vorderrande des Körpers. Bei Torpedo

Digitized by Google

oculata und marmorata ist er ein an der Basis sehr starker, vorn mit einer rinnenförmigen Vertiefung versehener Skelettheil, der bogenförmig nach aussen verläuft. Ich unterscheide an demselben den Körper und davon ausgehende Fortsatzbildungen, die in den beiden Arten ziemlich übereinstimmen, bisher jedoch übersehen worden sind *) (Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1). Am vorderen Rande des Körpers entspringen breite, aber dünne Lamellen, die lateralwärts sich verschmälern. Sie verschmelzen mit nach vorn zu unter einander zu einer von Spalten durchsetzten Platte, welche, median am breitesten, sich nach der Spitze des Hauptstückes zu verschmälert. Der freie Rand läuft in schmale und sehr dünne Streifen aus. Die ganze einer gefensterten Membran ähnliche Bildung wird von einer derben aponeurotischen Schicht bekleidet, welche sie mit den ähnlich gestalteten Fortsätzen des Rostrums verbindet. Beiderlei Fortsatzgebilde treten so als ein Stützapparat des vordersten Randes der Körperscheibe auf, an welchem ein Gallertröhren-Bündel jener Stützlamelle aufgelagert seinen Verlauf nimmt **). Daraus erklärt sich zugleich die auf der Fläche des Schädelflossen-Knorpels durch Vorspringen des Hauptstückes bestehende Concavität, sowie auch ventral eine ähnliche Anpassung besteht.

Aus dem Befunde bei Torpedo lässt sich jener von Narcine beurtheilen, der grössere Modificationen besitzt. Die weitere Entfernung der Nasenkapseln von der durch das bedeutend ausgedehnte Rostrum bestimmten Vordergränze der Körperscheibe bedingt eine Veränderung der Schädelflossen-Knorpel. Ihre weiter vom Rande entfernt liegende Basis bildet für das verbreiterte und gleichfalls in Fortsätze auslaufende Ende einen Stiel, der noch mit einem lateralen Muskelfortsatze ausgestattet ist. Das mediale Ende des fortsatztragenden Stückes reicht nicht bis zum Seitenrande des Rostrums. In die Lücke treten ergänzende freie Knorpelstückchen, welche sammt dem Schädelflossen-Knorpel durch eine sehnige Haut verbunden werden. Diese Schaltknorpel werden als abgelöste Stücke des Schädelflossen-Knorpels zu deuten sein, wie denn auch von einem der beiden Stücke ein Fortsatz dem Stiele des genannten Knorpels sich zuwendet. Der Schädelflossen-Knorpel von Torpedo ist also bei Narcine lateral in mehrere Theile getrennt worden, nachdem er die bei Raja u. a. bestehende Stützfunction für die Brustflossen schon bei Torpedo aufgegeben hat.

---

*) Sie fehlen gänzlich in den Darstellungen, die Rosenthal, Henle u. A. gegeben haben.

**) Siehe darüber die von Savi gegebene Abbildung. Matteucci und Savi, Traité des Phénomènes electro-physiologiques des animaux. Paris, 1844, Pl. I. Fig 1, Pl. III. Fig. 10.

Digitized by Google

5. *Schädelhöhle.*

Das Cranium der Selachier bietet als Kapsel des Gehirnes dem letzteren ursprünglich allseitigen Anschluss dar, so dass die Wandungen der Schädelhöhle mit ihrer Ueberkleidung dem Gehirn dicht anlagern und kein bemerkenswerther Zwischenraum besteht. Man findet dieses Verhältniss bei Embryonen, selbst noch bei solchen aus vorgerückten Stadien, wie ich bei Acanthias, Mustelus und Hexanchus sah. Die Configuration des Cavum cranii, besonders an den seitlichen Wandungen, erscheint damit als eine Anpassung an die Gestaltung des Gehirns. Bei mehreren Selachiern erhält sich diese Wechselbeziehung und das Gehirn füllt stets die Schädelhöhle aus. Hieher gehören: Prionodon, Sphyrna, Rhynchobatus, Trygon, Myliobatis u. a.

Bei anderen halten beide, Gehirn und Cranium, in ihrem Wachsthume nicht gleichen Schritt, und die Vergrösserung des Craniums und seines Binnenraumes erfolgt in einem die Volumszunahme des Gehirnes übertreffenden Maasse, wodurch zwischen Gehirn und Schädelwand ein von anderen Theilen ausgefüllter Raum entsteht. Diess trifft sich für die einzelnen Abschnitte der Schädelhöhle in verschiedenem Maasse, tritt am deutlichsten — und auch am frühesten — am Vordertheile des Cavum hervor und prägt sich am wenigsten am hintersten Abschnitte aus. Ungeachtet der mehr oder minder stark auftretenden Lösung der Schädelwand von der Gehirnoberfläche, erhält sich doch der grösste Theil der aus der anfänglichen engen Anlagerung hervorgegangenen Formverhältnisse der Binnenwand, so dass man auch dann noch die einzelnen Abschnitte des Raumes in Bezug auf Gehirntheile nachweisen kann.

Die Binnenfläche des Craniums wird dicht von einer fibrösen glänzenden Membran überzogen, die zuweilen eine recht dicke Lage bildet und innig mit dem Knorpel zusammenhängt. Sie ist in dieser Beziehung Perichondrium und entspricht der Dura mater anderer Wirbelthiere. An manchen Abschnitten umschliesst sie weitere Räume, die mit dem Lymphgefäss-System in Zusammenhang zu stehen scheinen, jedoch erst bei einer von daher vorgenommenen Untersuchung sicher zu bestimmen sind.

Die gesammte Räumlichkeit kann man in drei, durch das Verhalten der Basalfläche des Cavum cranii scharf von einander zu sondernde Abschnitte theilen, einen Vorder-, Mittel- und Hinterraum des Craniums *). Die Haie besitzen

*) Eine Sonderung nach den Gehirnabschnitten ist desshalb nicht statthaft, weil die meisten derselben nur Differenzirungen des primitiven Hirndaches sind, somit nicht an der Basis cranii sich aussprechen können. Die Beziehungen zum Gehirn werden übrigens auch bei der von mir gegebenen Eintheilung berücksichtigt.

Digitized by Google

diese Theile am meisten gesondert, indess sie bei den Rochen ihre Gränzmarken verlieren, so dass die Schädelhöhle dadurch zu einem mehr gleichmässigen Raume umgestaltet wird.

Als Hinterraum der Schädelhöhle fasse ich einen vom Foramen occipitale bis zur Sattellehne nach vorn ziehenden Abschnitt, der durch die letztere seine an der Basalfläche scharf bestimmte Gränze findet. Die Sattellehne (*S* in den Figuren der Tafeln IV u. V) bildet fast bei allen Haien einen sehr deutlichen aufwärts oder auch vorwärts gerichteten Vorsprung, der quer an der Grundfläche sich erhebt. Sehr bedeutend, und zugleich mit abgerundeter Kante versehen, ist sie bei den Notidaniden (Taf. IV, Figg. 1, 2). Aehnlich auch noch bei Scymnus (Taf. IV, Fig. 3), während andere Haie sie als geringere Erhebung und meist mit scharfer Kante besitzen. Das gilt z. B. von Mustelus (Taf. V, Fig. 1), Galeus (Taf. V, Fig. 2), Scyllium (Taf. V, Fig. 4), Prionodon (Taf. V, Fig. 3). Den Vorsprung der Sattellehne bildet stets eine innere Verdickung des basalen Schädelknorpels, so dass äusserlich keine Vertiefung bemerkbar ist. Je stärker der Vorsprung, desto mehr ist der basale Schädelknorpel verdickt, und dadurch von der näher am Foramen occipitale befindlichen Strecke verschieden (vergl. Figg. 1, 2 auf Taf. IV). Bei Galeus ist dieser Unterschied der Dicke des basalen Schädelknorpels sehr gering, auch bei Cestracion (Taf. V, Fig. 5) und Scyllium (Fig. 4), am meisten aber unter allen untersuchten Haien bei Squatina (Fig. 6), wo die Sattellehne ihre grösste Rückbildung erfährt. Unter den Rochen finde ich nur bei Trygon (Taf. VI, Fig. 6) noch eine Andeutung der Sattellehne, indess die anderen die gesammte Basis cranii sowohl von gleicher Dicke als auch ohne jede Vorsprungsbildung besitzen (vergl. Taf. VI, Figg. 3—5). Die Sattellehne ist also hier verstrichen, wozu die mehrfachen Rückbildungen bei den Haien wie vorbereitende Stadien sich darstellen.

Damit verschwindet zugleich eine andere den Haien zukommende Bildung: eine flache Vertiefung der von der Sattellehne zum Foramen occipitale ziehenden Fläche, des Clivus. Diese Clivusbucht ist bei den Notidaniden bedeutend und auch bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus wahrnehmbar. Weniger deutlich erscheint sie bei denen mit rückgebildeter Sattellehne (z. B. bei Galeus und Mustelus), so dass sie von der Ausbildung der letzteren abhängig zu sein scheint.

Der seitliche Theil der Sattellehne läuft verbreitert auf die Seitenwand des Craniums empor und bildet dort noch eine leichte Erhebung, an deren vorderer Abdachung die Austrittsöffnung des Oculomotorius (Taf. IV, Figg. 1, 2 *om*; Taf. VI, Fig. 2 *om*) zu finden ist. Im Verfolge der Richtung dieser Erhebung

Digitized by Google

trifft man auf die Durchtrittsstelle des Trochlearis, welch' beide Oeffnungen schon dem mittleren Schädelraume angehören.

Die Decke des Hinterraumes erhebt sich vom Foramen occipitale her und gewinnt dabei an Dicke. Entsprechend der oberflächlichen Parietalvertiefung, in der die zum Labyrinth führenden Canäle sich öffnen, senkt sie sich gegen die Schädelhöhle ein, dieselbe von oben her verengend, und steigt alsdann wieder zur Bedachung des weiteren Vordertheiles des Hinterraumes bald steiler, bald allmählich empor.

Die Einsenkung des Schädeldaches entspricht einem breiten seitlichen Vorsprung, auf den sie ganz allmählich sich fortsetzt. Derselbe läuft nach vorn wie nach hinten flach aus und wird von der Labyrinthwand gebildet, die hier den Hinterraum der Schädelhöhle in zwei Abschnitte sondert. Nach den bedeutendsten hier austretenden Nerven kann der vordere Theil als Trigeminus-, der hintere als Vagusbucht unterschieden werden. Der Vorsprung ist auf den meisten der von mir gegebenen Abbildungen des Binnenraumes der Schädelhöhle deutlich bemerkbar (vergl. Taf. IV, V, VI), am besten dürfte er auf den Horizontalschnitten der Labyrinth-Region von Hexanchus und Centrophorus unterscheidbar sein, die auf Taf. XX in Fig. 5 und 7 sich abgebildet finden. Die Vagusbucht ist minder tief. In ihr, und zwar nahe am hinteren Ende, findet sich die Austrittsöffnung des Vagus, unter und hinter welcher eine Anzahl kleinerer Oeffnungen in einer horizontalen Reihe angeordnet wahrzunehmen ist. Hexanchus besitzt fünf solcher Löcher (Taf. IV, Fig. 2 *vg*), davon das vorderste (*) sehr fein ist. Heptanchus besitzt deren drei, ebenso Centrophorus, indess andere Haie nur zwei oder auch nur eines erkennen lassen. Bei Mustelus liegt die einzige Oeffnung in gleicher Höhe mit dem Vagusloche (vergl. S. 33 u. 34). Am unteren Theile des Vorsprunges der Labyrinthwand liegt das Austrittsloch des Glossopharyngeus (*Gp*).

Die Lagerung des Vagusloches bietet ziemliche und, wie später dargelegt werden soll, wichtige Verschiedenheiten. Bei allen Haien findet man es stets über jenen kleineren Canalmündungen, aber in wechselnder Entfernung vom Foramen occipitale. Bei Hexanchus liegt es fast am Beginn des letzten Drittheiles der Längsausdehnung des gesammten Hinterraumes der Schädelhöhle; etwas weiter nach hinten ist es bei Heptanchus und Centrophorus gerückt, noch weiter bei Acanthias und Squatina. Daran reiht sich Scymnus und Cestracion. Bei Squatina liegt es zugleich tiefer. In grosser Nähe am Hinterhauptsloche findet man es auch bei Mustelus (Taf. V, Fig. 4), und zwar im hinteren Fünftheile der Hinterraumslänge. Bei den Rochen nimmt die Oeffnung im Allgemeinen gleichfalls eine dem Foramen occipitale genäherte Lage ein. Im

Digitized by Google

Vergleiche mit den Notidaniden, vorzüglich mit Hexanchus, wird also ein Hinterrücken des Vagusloches zu constatiren sein.

In der Trigeminusbucht finden sich die Austrittsöffnungen des Trigeminus, Facialis und Acusticus. Die der beiden letzteren Nerven liegen in einer gemeinsamen Vertiefung, in welche vorn der im Vergleiche mit dem Acusticus viel schwächere Facialis die Schädelwand durchsetzt. Das Trigeminusloch ist bei Hexanchus von dem des Facialis durch eine breite Knorpelbrücke geschieden, aber diese Partie ist vertieft, so dass für alle drei Nerven eine gemeinsame seichte Vertiefung besteht, in welcher die Austrittsstellen liegen. Bei alledem deutet die Breite der Knorpelbrücke auf einen hohen Grad der Selbständigkeit des Austrittes. Damit stimmt Centrophorus überein. Bedeutender ist die Annäherung des Trigeminus bei Heptanchus, Scymnus, und bei anderen Haien ist dieses Zusammenrücken noch weiter fortgebildet, so dass Facialis- und Trigeminusloch nur durch eine schmale Knorpelbrücke getrennt werden, z. B. bei Acanthias. Daran reiht sich endlich eine Ablösung des Trigeminus vom Acusticus und Vereinigung der Trigeminus- und Facialisöffnung, die ich bei den Nictitantes und den Scyllien vorfinde. Bei Sphyrna scheint diese Vereinigung noch nicht vollständig zu sein, denn vor der den Facialis nicht mehr aufnehmenden Acusticusgrube liegen zwei Löcher über einander, davon ich das untere als den Facialis durchlassend annehmen muss, nachdem ich die Austrittsstelle dieses Nerven bei manchen anderen Haien schon etwas unterhalb des Trigeminusloches gelagert finde. Die übrigen Nictitantes liessen kein gesondertes Facialisloch erkennen, aber bei Scyllium finde ich den Facialis vom Trigeminus durch eine Dura mater-Brücke gesondert. Gemeinsam besitzen sie alle das bereits oben (S. 67) aufgeführte Austrittsloch des ersten Trigeminusastes, welches auch bei Scyllien besteht und bei Scyllium catulus durch zwei äusserlich zusammenfliessende Löcher vertreten ist (Taf. V, Fig. 4 *Tr'*). Die Oeffnung durchsetzt immer in sehr schrägem Verlaufe die Schädelwand. Vor ersterer zieht sich bei Sphyrna ein starker auf die Sattellehne auslaufender Wulst herab, der bei Prionodon, Mustelus und Galeus minder entwickelt ist. Sein Bestehen sondert den hinteren Schädelraum schärfer vom mittleren ab.

Die Trigeminusbucht füllt der vordere breite Theil der Medulla oblongata, deren Lobi trigemini genau in die seitliche Verbreiterung dieses Abschnittes der Schädelhöhle sich einbetten. Eine über dem Trigeminusloche befindliche laterale Erweiterung, die bei den meisten Haien, z. B. bei Acanthias, Centrophorus, Scymnus recht ansehnlich entwickelt ist, birgt dagegen keine Gehirntheile. Bei Embryonen reichen die Lobi trigemini dahin empor. Den oberen

Digitized by Google

Theil des Hinterraumes füllt vorn das Mittelhirn, hinten erstreckt sich das Dach der Medulla oblongata zur oberen Wand hinauf.

Der Mittelraum der Cranialhöhle hat seine hintere Begränzung in der vorderen Gränze des vorigen Abschnittes, vorn kann er im Allgemeinen durch das Opticusloch abgegränzt gedacht werden. Der obere Abschnitt dieses Raumes ist wenig scharf vom Vorder- und Hinterraume getrennt, dagegen ist der untere bei den meisten Haien scharf geschieden und erscheint als Sattelgrube. Diese ansehnliche, in die Basis cranii eingesenkte Vertiefung birgt zunächst die Lobi inferiores, dann die Hypophysis cerebri und ihre Adnexa, wird hinten von der Sattellehne abgegränzt, vorn von einer bei Heptanchus, Scymnus, Acanthias, Centrophorus und Mustelus deutlichen Erhebung des Schädelknorpels, die sich bei einigen, am auffallendsten bei Centrophorus und Scymnus (Taf. IV, Fig. 3; Taf. VI, Fig. 1, , vor und über der Opticusöffnung hinweg zieht, und, auf die Seitenwand übergehend, auch dort zur Abgränzung der Sattelgrube beiträgt. Diese Erhebung (Taf. IV, Figg. 1, 3; Taf. V, Figg. 1, 2; Taf. VI, Figg. 1, 2 *ps*) entspricht median einer praesphenoidalen Region. Heptanchus bietet diese vordere Einragung zwar am meisten ausgeprägt, aber es fehlt die leistenförmige Fortsetzung auf die Seitenwand, und Hexanchus trägt den Vorsprung nur angedeutet. Er fehlt den meisten Nictitantes und den Scyllien. Prionodon (Taf. V, Fig. 3) zeigt eine ganz seichte Vertiefung, dieser fehlt aber die vordere Abgränzung. Sphyrna besizt an dieser Stelle eine Einragung der unteren Schädelwand, die aber hier nicht durch eine Verdickung, sondern durch eine Einbuchtung, des gerade hier sehr dünnen Basalknorpels vorgestellt wird, so dass ich Anstand nehme, diese Bildung den anderen unbedingt anzureihen. Cestracion und Squatina besitzen die Sattelgrube gleichfalls nach vorn zu flach auslaufend, womit auch Trygon übereinkommt, indess die übrigen untersuchten Rochen bei dem Mangel einer Sattellehne auch der Grube gänzlich entbehren (vergl. Taf. VI, Figg. 3—5) und damit eine Eigenthümlichkeit aufgaben, die ihnen auf früher Entwickelungsstufe mit den Haien gemeinsam ist.

Der hintere tiefere Theil der Sattelgrube ist nicht bis zur Knorpeloberfläche von dem Ueberzuge der Dura mater bedeckt, dieselbe tritt vielmehr von vorn nach hinten schräg an die Sattellehne und schliesst damit einen Theil der in der Sattelvertiefung gelegenen Bildungen von dem Cavum cranii ab. Zu diesen Gebilden gehören Blutgefässe — die vordere Carotis und eine Vene — dann ein Lymphcanal, derselbe, der bereits oben S. 75) bezüglich seiner äusseren Oeffnung beschrieben wurde. Die Beziehung dieses Quercanals zur Sattelgrube ist ziemlich verschieden. Sie fehlt gänzlich z. B. bei Acanthias und Scymnus, wo der Canal durch den Knorpel der Sattellehne verläuft (Taf. IV, Fig. 3 *C*).

Digitized by Google

Daran reihen sich die Notidaniden, deren Quercanal zwar noch nicht durch die Sattelgrube tritt, aber mit derselben mehrfache Communicationen besitzt. Unter Schwinden der vorderen, von der Sattelgrube trennenden Knorpelwand ist der Canal bei Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *C*) dicht an die Grube herangetreten und wird bei den Nictitantes, den Scyllien, bei Cestracion und bei Squatina in die Sattelgrube selbst eingebettet.

Den vorderen Theil der Sattelgrube nimmt das Foramen nervi optici ein, welches nach Massgabe des Verstreichens jener Grube freier wird und an die laterale Wand zu liegen kommt. In der Tiefe des vorderen Winkels liegt es bei Heptanchus, wo es zugleich schräg nach vorn gerichtet ist. Am weitesten aufwärts gerückt finde ich es bei Squatina (Taf. V, Fig. 6 *o*).

Die laterale Wand des Mittelraumes bietet nur wenig Eigenthümlichkeiten. Sie besitzt die Austrittsöffnung des häufig auf dem Gränzvorsprung gegen den Hinterraum gelegenen Oculomotorius, sowie weiter vor- und aufwärts das feine Trochlearis-Loch.

Den oberen Theil dieses Abschnittes der Schädelhöhle nimmt bei Embryonen das Zwischenhirn ein, welches bis zur Dachwölbung in die Höhe reicht und in dieser Lage die vordere wie die hintere Gränze dieses Raumes einhält.

Der Vorderraum der Schädelhöhle ist durch die Einbettung des Vorderhirns ausgezeichnet. Er ist bei den Notidaniden nicht scharf vom Mittelraume abgegränzt, und nur an der Basis kann der Praesphenoidal-Vorsprung als hintere Gränze dargelegt werden. Besser ist er bei Acanthias und Centrophorus unterschieden, bei denen ausser der unteren Abgränzung auch noch eine seitliche und obere hinzukommt, indem vom Praesphenoidal-Vorsprung aus eine flache Kante nach der seitlichen Wand und von da zum Schädeldache emporzieht (vergl. Taf. VI, Figg. 1, 2). Der seitliche und der obere Vorsprung bestehen in einzelnen Fällen auch da noch fort, wo der Praesphenoidal-Vorsprung geschwunden ist, wofür Galeus ein Beispiel bietet. Auch bei Rückbildung der von der Dacheinragung gebildeten Gränze bleibt der Vorderraum noch durch eine seitliche Ausbuchtung ausgezeichnet, wie bei Sphyrna und Prionodon. Diese Bucht ist auch noch bei den Rochen, allerdings nur in schwacher Andeutung bemerkbar und bezeugt damit die aus gemeinsamer Vererbung abzuleitende allgemeinere Verbreitung. Nach der Seite und vorwärts setzt sich der Vorderraum des Craniums in eine den Riechlappen bergende Höhle fort. Ihr meist schräg gestellter Boden bildet das Dach oder die Hinterwand der Riechgrube und wird nicht von Knorpel, sondern von einer derben, schnigen, von den Bündeln der Riechnerven durchsetzten Membran gebildet. Die Löcher dieser aponeurotischen Lamina cribrosa sind meist spalt-

Digitized by Google

förmig und besitzen eine Anordnung in zwei Querreihen, indem in der mittleren Querlinie keine Durchbrechung stattfindet. Die Gestalt und Ausdehnung dieser Siebplatte ist nach den Gattungen sehr verschieden *), ohne dass aus dem Einzelverhalten für meine Zwecke etwas Wichtiges resultirt.

Den vorderen Abschluss des Vorderraumes bildet stets eine innen von der Dura mater überkleidete Membran, durch welche die vordere Schädellücke verschlossen wird. Sie ist dargestellt von Hexanchus (Taf. IV, Fig. 2 *m*), Centrophorus (Taf. VI, Fig. 1 *m*), Scymnus (Taf. IV, Fig. 3 *m*), Galeus (Taf. V, Fig. 3 *m*), Mustelus (Taf. V, Fig. 1 *m*), Scyllium (Taf. V, Fig. 4 *m*) und Squatina (Taf. V, Fig. 6 *m*). Je nach der Ausdehnung des basalen Theiles des Vorderraumes ist sie in einer verschiedenen Ebene ausgespannt. Fast senkrecht steht sie bei Scymnus, Centrophorus, Acanthias, etwas weniger senkrecht bei Sphyrna, schräger bei Mustelus und Galeus, und fast wagrecht bei Scyllium. Unter den Rochen nimmt sie äusserlich wieder mehr eine horizontale Stellung ein, erstreckt sich aber auch abwärts und bildet bei allen die vordere Wand des Vorderraumes.

Im embryonalen Zustande füllt das Vorderhirn den genannten Raum vollständig aus, und ebenso sind dessen Seitenräume durch die Riechlappen und deren Tractus völlig eingenommen. Bei manchen besteht dieses Verhältniss fort, doch wenn auch das Vorderhirn sich weniger voluminös weiterbildet als die es umschliessende Räumlichkeit, so behält es doch innerhalb derselben stets die ursprüngliche Lage fort.

Die drei geschilderten Räume erweisen sich in ihren Beziehungen zum Nervensysteme von verschiedenem Werthe, denn wenn auch alle zur Umschliessung des Gehirnes dienen, so verhalten sie sich ungleich zum Durchlass von peripherischen Nerven. Der vorderste lässt nur den Olfactorius durch, der schon durch die Art seines Schädelaustrittes von den übrigen Nerven sich verschieden zeigt. Der Mittelraum bietet dem Opticus einen Durchtritt, einem Nerven, den wir gleichfalls als eigener Art ansehen. Ausserdem treten durch die Wand dieses Raumes nur noch zwei kleinere Nerven, von denen der eine, Oculomotorius, nicht selten an der Gränze gegen den Hinterraum liegt, so dass man seine Austrittsstelle ebenso gut dem Hinterraume zutheilen kann. Es bleibt dann nur noch der Trochlearis. Durch die Erwägung einer in einigen Fällen bestehenden horizontalen Scheidung dieses mittleren Raumes, wobei dann die Trochlearis-Austrittsstelle auf den oberen, anfänglich vom Zwischenhirn ein-

*) Relativ sehr klein finde ich das Austrittsloch der Riechnerven bei Pristis (vergleiche Taf. XIV, Fig. 2 *ol*).

Digitized by Google

genommenen Abschnitt fällt, ferner durch die Beachtung der Beziehung des letzteren in seinem Bodentheile zur Sattellehne, gelangt man zur Annahme eines engeren Anschlusses des oberen Theiles des Mittelraumes an den Hinterraum.

Die so vergrössert gedachte hintere Räumlichkeit der Schädelhöhle enthält von Gehirntheilen: Medulla oblongata mit Mittelhirn und Zwischenhirn. Ausgeschlossen davon sind Vorderhirn, Lobi inferiores mit Hypophysis und der zwischen Vorder- und Mittelhirn befindliche, den Gehirnschlitz tragende Abschnitt. Es befinden sich also nur solche Gehirntheile in jenem Raume, welche den auf dem Clivus liegenden Basaltheilen des Gehirnes zugehören, und was die Nerven betrifft, so bietet die Wand desselben Raumes die Durchlassstellen für sämmtliche Kopfnerven mit Ausnahme des Olfactorius und des Opticus, die den anderen gegenüber ohnehin ein schon durch die Art ihrer Genese sehr verschiedenes Verhalten darbieten.

Wir gelangen sonach zu einer Auflösung des Mittelraumes und einer Zutheilung des oberen Abschnittes desselben auf den Hinterraum, welcher sich dann von den vor ihm gelegenen Räumlichkeiten durch eine von der Sattellehne aus schräg aufwärts und vorwärts bis vor die Durchtrittsstelle des Trochlearis gezogene Linie scheidet. Er enthält jene Theile des Gehirns, welche minder grosse Differenzirungen zeigen und wenigstens an ihren unteren, gegen den Clivus gelagerten Partieen die Verhältnisse des Rückenmarkes fortsetzen, und davon entspringen solche Nerven, die entweder den Charakter von Spinalnerven völlig bewahrt haben oder Complexe von solchen vorstellen, oder endlich Theile von den Spinalnerven vergleichbaren Nerven sind.

Aus der vollen Würdigung dieser Beziehungen von Gehirn und Nerven des hinteren Abschnittes ergibt sich der offene Gegensatz zum vorderen Schädelraum, der von dem hinteren sehr verschiedene Gehirntheile umschliesst und ebenso in den ihn verlassenden Nerven keinerlei Gemeinsamkeit mit den von Spinalnerven ableitbaren hinteren Nerven wahrnehmen lässt. Die Resultate der Vergleichung der einzelnen Abschnitte des Binnenraumes am ausgebildeten Cranium sind somit mit der Prüfung der Sonderungsvorgänge bei der Entstehung des Knorpelcraniums (vergl. oben S. 29) im Einklange.

6. *Verhältniss der Chorda dorsalis zum Cranium.*

Dass die erste Anlage des Knorpelcraniums der Selachier um das vordere Ende der Chorda dorsalis erfolgt, dass also ein Theil der Chorda in enge Be-

Digitized by Google

ziehungen zum Cranium tritt, ist bereits durch J. Müller, sowie durch Leydig dargelegt und oben (S. 27) aufgeführt worden. Der erstgenannte Forscher fand bei Embryonen von Centrina die Basis cranii von einem fadenförmigen Theile der Chorda durchsetzt *). Die Beziehungen der Chorda zum ausgebildeten Cranium wurden dagegen wenigstens im allgemeinsten Verhalten zuerst von Stannius beachtet, indem derselbe bei einem Prionodon Ueberreste der Chorda bis zur Hypophysisgrube reichen sah, und später auch von Kölliker ermittelt, nachdem J. Müller das Vorkommen der »Gallertsäule« im Innern des Schädelknorpels in Abrede gestellt hatte, allerdings nur auf Grund der Untersuchung solcher Selachier, bei denen auch der spätere Beobachter keine anderen Ergebnisse erhielt **).

Was Kölliker's Untersuchungen ***) betrifft, so ist durch dieselben das Fortbestehen der Chorda bei Heptanchus, Centrophorus granulosus, Acanthias vulgaris und Squatina erwiesen worden, die Chorda tritt »als ein dünner weisser Strang in die knorpelige Schädelbasis hinein und verläuft bis in die Gegend der Hypophysis«. Bei denselben Arten fand auch ich die Chorda auf und ausserdem noch bei Hexanchus, Cestracion und Centrophorus calceus. Bei ersterem verhielt sie sich ähnlich wie bei Heptanchus, indem sie einen zwar nicht ganz feinen, aber sehr blassen Faden bildete, der am Occipitaltheil der Basis aus einem in denselben einragenden, konisch zulaufenden Stücke der Chorda hervorging. Sie bildet vorn im Aufwärtsbiegen einen viel weniger starken Bogen, als diess bei Hexanchus der Fall ist. Vergleiche darüber die bezüglichen Abbildungen Taf. IV, Figg. 1, 2; Taf. VI, Figg. 1, 2 *Ch.* Bei Cestracion bildete sie einen noch feineren blassen Streif, an welchem das Mikroskop feine, der Chordascheide entsprechende Faserzüge nachwies. Innerhalb dieser Zone fanden sich langgestreckte Zellen. Hinter der Sattellehne bildete die Chorda eine spindelförmige Anschwellung, an der die faserige Scheide von hyalinem, rundliche Zellen enthaltendem Knorpelgewebe ausgefüllt war. Bei Prionodon, von dem ich Pr. glaucus und Pr. melanopterus untersuchte, schien beim ersten Anblicke der medianen Durchschnittsfläche der Basis der von Stannius angegebene Rest der

*) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 178.

**) Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I, S. 128. Dass Müller keine Selachier, bei denen Kölliker die Chorda im Schädel auffand, untersucht hatte, geht aus anderen Anführungen über das Cranium hervor, so z. B., dass das dreischenkelige Rostrum der Scyllien und Nictitantes eine den Haien allgemein zukommende Einrichtung sei. Es liegt also von Seite J. Müller's kein Beobachtungsfehler, sondern eine nicht ausreichend begründete und damit irrige Abstraction vor.

***) Würzburger Verhandlungen, Bd. X, S. 233.

Digitized by Google

Chorda als ein weisser, bis zum Sattel ziehender Streif vorhanden zu sein. Durch die mikroskopische Untersuchung ward ich jedoch eines Anderen belehrt, denn der Streif ergab sich als eine Knorpelverkalkung, die unregelmässig abgegränzt, hin und wieder auch unterbrochen war. Diese Verkalkung lief nun entschieden in der sonst von der Chorda durchsetzten Strecke, und bei genauerer Prüfung auf Querschnitten fanden sich bei Pr. glaucus in der That auch einzelne Stellen, die auf einen, freilich sehr schwachen Chordarest bezogen werden konnten. Diess waren trübe, wenig scharf umrandete, aber entschieden fascrig erscheinende Particen in sonst hyaliner Knorpelsubstanz, die in geringer Entfernung von den Kalkkrümeln umgeben waren. Diese Flecken bildeten in unregelmässiger Ausdehnung eine im Innern des dem blossen Auge sichtbaren Kalkstreifens in Intervallen angeordnete Reihe, von der die um sie herum gelagerten Theile des Kalkstreifens durch hyalinen Knorpel getrennt waren, aber immer noch eine Beziehung zu dem in der Axe verlaufenden Chordareste erkennen liessen. Im Vergleiche mit dem Verhalten bei der erstcrwähnten Gruppe der Haie ergibt sich also für Prionodon die Eigenthümlichkeit, dass sich von der Chorda nur ganz geringe Fragmente erhalten, die jedoch von einer verkalkten peripherischen Schicht begleitet sind, worin ein Anklang an die mächtige Knorpelverkalkung der Wirbelkörper dieser Gattung erkannt werden kann. Bei den anderen erhält sich dagegen die der Begleitung von einer verkalkten Knorpelschicht entbehrende Chorda selbst viel vollständiger, und nur bei Acanthias finde ich in der Occipital-Region eine kleine Strecke mit einer solchen die Chorda in einiger Entfernung umgebenden verkalkten Ringschicht ausgestattet, deren auch Kölliker gedenkt.

Die Endigungsstelle der Chorda ist bei erwachsenen Thieren meist sehr schwer genauer zu ermitteln. Besser gelingt es an jüngeren Exemplaren oder an älteren Embryonen, wie ich bei Acanthias und Heptanchus finde, und danach auch für sehr grosse Exemplare nicht bloss aus den genannten Gattungen, sondern auch von Centrophorus feststellen konnte. Die Chorda tritt mit ihrer Aufwärtskrümmung immer näher an die Innenfläche der Schädelbasis und steigt dabei in der Sattellehne empor, welche sie dicht unter deren hinterer Fläche durchsetzt, um nahe an der Kante dieses Vorsprunges unter das Perichondrium zu treten. Wo die Sattellehne starke corticale Verkalkungen zeigt, ist das zugespitzte Ende der Chorda noch in diese eingebettet. Fig. 6 auf Taf. XIV gibt eine Darstellung dieses Verhaltens an einem 22 Cm. langen Acanthias-Embryo auf dem Medianschnitte. Beim ausgewachsenen Thiere ist derselbe Zustand vorhanden, doch ist die Chorda im Vergleiche zum Basalknorpel bedeutend schwächer und die erweiterte Stelle ist nur angedeutet. Das Hervortreten des Chorda-

Digitized by Google

Endes aus dem Basalknorpel und die Lagerung unter dem bezüglichen Perichondrium hat bereits Kölliker gesehen, jedoch nicht der sehr auffälligen Beziehung zur Sattellehne, sondern nur der Gegend der vor der Sattellehne gelagerten Hypophysis Erwähnung gethan *).

Mit dem Nachweise der Fortdauer eines Theiles der Chorda dorsalis im Cranium mancher Selachier ist für diese ein niederstehendes Verhältniss aufgedeckt, nämlich die Fortsetzung eines bei den meisten Abtheilungen der übrigen Wirbelthiere bekannten embryonalen und damit vergänglichen Zustandes, der von den ihn dauernd besitzenden Formen her sich ableiten lässt. Aus jenem Verhalten ergibt sich jedoch noch ein anderes bedeutungsvolleres Moment, jenes nämlich, welches den von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Craniums in gleichen oder doch zunächst ähnlichen Beziehungen zeigt, wie sie die Wirbelsäule zur Chorda besitzt, so dass darauf eine Vergleichung jenes Abschnittes des Craniums mit einem Abschnitte der Wirbelsäule sich stützen kann.

Ausser dem blossen Eintritte der Chorda in den Basalknorpel des Craniums ist das Verhalten der Chordascheide von besonderer Wichtigkeit, was bei den Selachiern um so mehr ins Auge gefasst werden muss, als an der Wirbelsäule von Seite der Chordascheide oder eines doch so bezeichneten Gebildes eigenthümliche Differenzirungen bekannt sind, die an der Bildung der Wirbelkörper einen hervorragenden Antheil haben.

Diese von Kölliker zuerst angeregte, aber nicht beantwortete Frage **) macht zunächst ein Eingehen auf die Verhältnisse der sogenannten Chordascheide an der Wirbelsäule nothwendig, da erst nach Feststellung der hier in sehr verschiedenem Sinne gebrauchten Begriffe an eine Vergleichung mit dem cranialen Verhalten der Chorda gedacht werden kann.

Durch Joh. Müller's Arbeiten, dann durch Kölliker's ***) in um-

*) In einigen Fällen sah ich das aus dem Knorpel der Sattellehne hervortretende freie Ende der Chorda über die Kante der Sattellehne nach vorn umgebogen, aber immer noch unter dem Perichondrium verlaufend. So einmal bei einem 24 Cm. langen Embryo von Acanthias, aber auch bei einem grossen Exemplare von Centrophorus granulosus. Obgleich ich noch vier Acanthias-Embryonen darauf untersuchte, gelang es mir nicht, ein jenem ähnliches Verhalten verbreitet zu finden.

**) Würzburger Verhandlungen, Bd. X, S. 232. Kölliker sagt (S. 234) nur: »Bei Heptanchus geht mit der Chorda auch ihre Scheide in die knorpelige Schädelbasis hinein, dann endet die letztere (?) bald und ist nicht ossificirt. Dasselbe hat bei Acanthias statt, hier ist jedoch die Scheide zu einem unvollständigen, oder besser gesagt, nur zu einem halben Doppelkegel verknöchert, etc.«

***) Ebendaselbst, S. 193, dann Abhandl. der Senkenberg. Gesellschaft, Bd. V.

Digitized by Google

fassenderer Weise begonnene, aber im Auffinden vergleichender Gesichtspunkte minder glückliche Untersuchungen ist in den Wirbeln der Selachier eine besondere perichordale Gewebsschicht nachgewiesen worden, welche nach des letzteren Autors Beobachtung durch eine dünne elastische Membran von den Bogenstücken der Wirbel oder auch von der von den Bogen ausgehenden Knorpelschicht abgegränzt ist. An jedem Wirbel findet sich also in der Axe des Körpers die Chorda, um diese eine mehr oder minder homogene, niemals Formelemente führende Schichte, die Elastica interna Kölliker's, dann eine histiologisch verschieden differenzirte Schichte, die nach aussen von der zuerst genannten elastischen Membran, Kölliker's Elastica externa, bald mehr, bald minder vollständig umzogen und dadurch von der äussersten in die Bogen übergehenden immer knorpeligen Schichte getrennt wird. Die zwischen der Elastica interna und externa gelegene Schichte bildet die sogenannte äussere Chordascheide, und für diese erhebt sich die Frage, ob sie zur Chorda gehöre, ein Sonderungsproduct derselben vorstelle, oder ob sie zu der skeletogenen auch die Wirbelbogen bildenden Schicht zu rechnen sei. Je nach dem Grad von Wichtigkeit, den man der einen oder der anderen jene Schichte abgränzenden Membran zuschreibt, wird man die eine oder die andere Auffassung wählen, aber bei einem derartigen Verfahren wird für die Deutung stets die nöthige Sicherheit vermisst werden. Die Entscheidung der Frage wird durch die Untersuchung der Genese jener als Chordascheide aufgefassten Gewebsschicht zu liefern sein, und bei einer Vergleichung des Verhaltens der Chorda im Cranium mit jenem in der Wirbelsäule, ist zunächst die Beziehung der sogenannten Chordascheide zum Cranium klar zu legen.

Meine hierauf bezüglichen, an Embryonen von Acanthias angestellten Beobachtungen haben Folgendes ergeben: An 20—24 Mm. langen Embryonen bietet die Chorda dorsalis eine aus einer homogenen Membran gebildete Umhüllung dar. Das Gewebe der Chorda besteht aus den bekannten grossen, viel Flüssigkeit führenden Zellen, die durch spärliche Intercellular-Substanz verbunden sind. Nach aussen, gegen jene homogene Hülle zu, werden die Zellen kleiner und endlich gehen sie unter Schwinden der intercellularen Substanz in eine epithelartig angeordnete Lage über, welche unmittelbar der Umhüllung angelagert ist und von mir schon vor Jahren als eine allgemein verbreitete Einrichtung in denselben Beziehungen zur homogenen Schicht erkannt wurde *). Die

*) Die erste Beobachtung dieser für die Entstehung der cuticularen Chordascheide wichtigen Zellschicht hat Leydig beim Stör gemacht, was von Späteren, namentlich von Kölliker, übersehen ward. Dieser lässt daher die fragliche Cuticularschicht aus der »Chordagallerte« entstehen. Er scheint sie bei Embryonen nicht gekannt zu haben, da er sie als »meist netzförmige elastische Membran« definirt (Würzburger Verhandl., Bd. X, S. 224), was sie in frühen Stadien

Digitized by Google

letztere zeigt eine feine senkrechte Strichelung, sowie eine concentrische Schichtung, welche auf eine nach und nach in periodischen Absätzen erfolgte Entstehung hindeutet. Die äusserste Schicht ist zuweilen etwas verschieden von den übrigen, indem sie scharf conturirt und mit dem Anfluge einer gelben Färbung sich darstellt. Diese die Chorda scheidenartig umgebende Hülle trägt nach aussen unmittelbar die Anlagen der Bogen, indifferentes Gewebe, aus vielen Zellen und spärlicher, weicher Intercellular-Substanz bestehend. Auf Querschnitten sieht man diese Bogenanlagen breit jener Chordahülle aufsitzen, die oberen aufwärts sich verschmälernd und ohne den Rückgrat-Canal völlig zu umschliessen, in ein weiches Gewebe mit reicherer Intercellular-Substanz und spindelförmigen Zellen sich fortsetzend. Eine Lage solchen Gewebes verbindet auch die beiderseitigen oberen Bogenstücke basal unter einander und gränzt den Rückgrat-Canal, dessen Boden es vorstellt, von der breit zwischen den Bogen vorragenden homogenen Chordahülle ab. Für die Anlagen der unteren Bogen ergibt sich ein im Allgemeinen gleiches Verhältniss.

Ausser einer Volumszunahme der Chorda und ihrer Hülle boten grössere Embryonen (von 3½ Cm. Länge) bemerkenswerthe Veränderungen an den Anlagen der Bogen, an denen das indifferente Gewebe sich bereits entschieden in Knorpel umzuwandeln begann. Der Process zeigte sich zuerst nahe, aber nicht unmittelbar an der der Chordahülle aufsitzenden Basis der Bogen und äusserte sich in dem Vorhandensein reichlicher und festerer Intercellular-Substanz, die aber noch vom Durchmesser der Zellen übertroffen wurde. Dieser Sonderungsvorgang ergab sich für die vorderen Wirbel früher als für die hinteren, so dass an einem Exemplare verschiedene Entwickelungsstufen der knorpeligen Bogen getroffen wurden.

Bei dem Umwandlungsprocesse des indifferenten Gewebes der Bogenanlage in Knorpel durch Bildung einer etwas resistenteren, hyalinen Intercellular-Substanz bleibt eine Zellenlage an der Bogenbasis der Chordahülle unmittelbar

---

niemals ist. Da er nun die Chordagallerte als einfaches Knorpelgewebe mit kernhaltigen Zellen, von denen die äussersten die kleinsten sind (l. c.), erklärt, so ist also nach ihm die Cuticularschicht von diesem »Knorpelgewebe« abgesondert worden. Dass nun der Nachweis einer nicht auf »Knorpelgewebe« beziehbaren, ein Cylinder-Epithel vorstellenden Schichte und die Ableitung der Cuticularschichte von diesem Chorda-Epithel etwas Anderes ist als die Ableitung der Cuticula von dem »Knorpelgewebe« der Chordagallerte, hat Kölliker wohl nicht in genauere Erwägung gezogen, denn sonst hätte er meine Darlegung jener von dem »Chorda-Knorpel« so differenten Zellenlage in ihrer Verbreitung und Bedeutung nicht einfach als eine Bestätigung seiner früheren Angabe aufführen dürfen, wie er in seinem zweiten Artikel über die Wirbelsäule der Selachier es versucht hat (Senkenberg. Abhandl., Bd. V).

Digitized by Google

aufsitzen. Einzelne der Zellen sind durch Intercellular-Substanz von einander geschieden, andere liegen unmittelbar neben einander und bilden eine epithelartige Schicht. Einige Male bemerkte ich mehrere Zellenlagen an der Bogenbasis, von den übrigen aus jungem Knorpelgewebe bestehenden Bogen abgesetzt. Die Zellen waren dann in die Länge gezogen und meist quer zur Bogenbasis gestellt. An den Stellen zwischen den Basen der Bogen hatte das frühere indifferente Gewebe gleichfalls Veränderungen erlitten. Die Zellen ergaben sich mit ihrer Längsaxe quer gerichtet, parallel mit der Peripherie der Chorda, und formirten so eine zwar nicht regelmässige, aber doch immer deutlich von dem weiter nach aussen befindlichen Gewebe unterscheidbare Schichte, die an den Basen der Bogen mit der vorbeschriebenen Zellenschichte zusammenhing. Die Zellen lagen in einer hellen, aber spärlichen Intercellular-Substanz, und an den Bogenbasen war diese von der Intercellular-Substanz des Knorpels durch grössere Helle verschieden, sowie auch ein der Zellen entbehrender Streif dieser Intercellular-Substanz concentrisch mit der Chorda zwischen dem jungen Knorpel der Bogen und der unmittelbar perichordalen Zellschicht unterscheidbar war. Eine bildliche Darstellung dieses Verhaltens kann unterbleiben, weil das Gleiche am Cranium wiederkehrt, so dass auf die darauf bezügliche Fig. 3 auf Taf. XXII verwiesen werden kann. Es ist also hier noch kein knorpeliger Wirbelkörper gebildet. Den bei weitem grössten Theil Dessen, was man als Wirbelkörper bezeichnen kann, nimmt die Chorda ein, der die Bogen noch direct aufsitzen.

Die nächstfolgenden Embryonalstadien standen mir nicht zu Gebote. An einem 5 Cm. langen Embryo bestanden schon bedeutende Verschiedenheiten von dem an den jüngeren ermittelten Befunde. Für die Chorda und ihre Umhüllung ergab sich ausser Volumvergrösserung keinerlei Veränderung, und ich muss besonderen Nachdruck darauf legen, »dass die homogene, etwas stärker gewordene Cuticularschicht ganz so wie vorher erschien« (Taf. XXII, Fig. 4 *C*). Hiebei treffen sich die perichordalen Theile in ganz anderem Verhalten. Nach aussen von der homogenen Cuticularschicht liegt eine scharf abgegränzte Ringfaserschicht (*F*), welche die erwähnte Hülle etwa ums Vierfache an Dicke übertrifft. Ihre Formelemente sind lange, durch Intercellular-Substanz von einander getrennte Zellen, welche bei schwächerer Vergrösserung das Bild eines Fasergewebes geben. Nach aussen ist diese Schicht durch eine continuirliche sehr feine Membran (*L*) abgegränzt, und erst an dieser lagern die Basen der knorpeligen Bogen (*B*), die durch indifferentes Gewebe ringsum unter einander verbunden sind. Am caudalen Abschnitte sind die Bogenstücke weiter entwickelt als am Rumpfe, indem sie dort schon nahe am medianen Abschlusse sind, während sie am Rumpfe relativ nur wenig weiter chondrificirt erscheinen als bei 3,5 Cm. langen Embryonen.

Digitized by Google

Die Vergleichnng dieses Verhaltens mit der Zusammensetzung der Wirbel älterer Embryonen (von S—24 Cm. Länge), sowie mit den Wirbeln ausgewachsener Thiere ergibt, dass jene Ringfaserschicht um die Chorda die sogenannte Chordascheide (die eigentliche Chordascheide Kölliker's, Würzb. Verhdl., Bd. X, S. 227) vorstellt, die bekanntlich auch später noch den wesentlichsten Antheil an der Bildung der Wirbelkörper besitzt. Damit ist auch die Deutung der sie nach innen wie nach aussen abgränzenden Membran gegeben, indem die innere starke, zunächst um die Chorda liegende, die Elastica interna *), die äussere feine dagegen die Elastica externa des genannten Autors vorstellt. Da aber die Elastica interna bereits vor der Bildung der Chordascheide, wie oben gezeigt, vorhanden ist, da ferner zu derselben Zeit nur die Bogenanlagen auf der Elastica interna ruhen, durch Fasergewebe unter einander verbunden, so folgt daraus, dass die sogenannte Chordascheide sammt der sie von den Bogen abgränzenden Elastica externa eine spätere aus der skeletogenen Schicht entstandene Differenzirung ist, die theils an den Basen der Bogen, theils an dem dieselben unter einander verbindenden Gewebe auftrat **). Theilweise ist diese Differenzirung schon an dem letzten Stadium angedeutet, indem an der Bogenbasis eine oder mehrere Zellschichten sich von der Knorpelanlage der Bogen gesondert hatten, und auch an dem übrigen perichordalen Gewebe war eine Differenzirung aufgetreten, welche den Uebergang in das Gewebe der sogenannten Chordascheide deutlich wahrnehmen liess. Es bedarf daher nur einer Weiterentwickelung in der hier angedeuteten Richtung, um den Zustand der differenzirten Chordascheide daraus ableiten zu können.

*) In dem zweiten Artikel Kölliker's wird die Cuticularschicht als »eigentliche Chordascheide« bezeichnet. Dass früher etwas ganz Anderes so von ihm benannt wurde, hat Verfasser wohl übersehen, da es nicht berührt wird.

**) Darin finde ich eine Bestätigung meiner früheren Auffassung der fraglichen Schicht der Selachier-Wirbelsäule (s. meine Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, Leipzig 1862, S. 64) und muss meine spätere Deutung der skeletogenen Scheide als eine Differenzirung aus der epithelartigen Zellschicht der Chorda zurücknehmen (Jenaische Zeitschrift, Bd. III). Hier muss ich zugleich bemerken, dass auch Dr. C. Hasse jene frühere Auffassung theilte, da er später in einer brieflichen Aeusserung die Vermuthung gegen mich aussprach, die skeletogene Scheide möchte aus der skeletogenen Schicht entstanden sein, eine Vermuthung, die ich nach der wenige Zeit darauf mir ermöglichten Untersuchung von Embryonen nur bestätigen konnte. Siehe über diesen Gegenstand auch die Untersuchungen von W. Müller (Jenaische Zeitschrift, Bd. V, S. 327), der die durch Kölliker in grosse Verwirrung gebrachten Verhältnisse der mannichfaltigen Membranen und Gewebsschichten ausserhalb der Chorda in ihren genetischen Beziehungen in allen Wirbelthier-Abtheilungen nachwies.

Digitized by Google

Aus dem Verhalten der Formelemente der Chordascheide wird der die Entstehung der Scheide bedingende Vorgang verständlich, denn indem die Zellen dieses Gewebes, in die Quere auswachsend, zu langen, parallel mit der Chordaperipherie gelagerten, eine Art von Ringfaserschicht herstellenden Gebilden werden, so muss die in dieser Richtung differenzirte Schicht von dem übrigen Gewebe, der Bogen sowohl, wie der zwischen den jederseitigen Bogen befindlichen indifferenten Gewebsmasse, sich abgränzen. Wir haben also in der skeletbildenden Schicht zwei in verschiedener Richtung wachsende Abschnitte. Der unmittelbar perichordale Abschnitt wächst ringförmig und zeigt seine Formelemente in querer Anordnung, der andere dagegen bietet seine Zellen in rundlicher Form und in mehr gleichmässiger Vertheilung, womit ein mehr gleichmässiges Wachsthum bekundet wird. Dass als Ausdruck dieser Scheidung und durch dieselbe bedingt an der Indifferenzfläche beider in verschiedener Richtung wachsender Theile die Elastica externa entsteht, wird keine unberechtigte Folgerung sein *).

Die Entstehung der sogenannten Chordascheide der Selachier aus der skeletbildenden Schicht lässt keine Homologie zu zwischen diesen Gebilde und der Chordascheide der Störe, welche nur der Elastica interna der Selachier entspricht und bietet ebensowenig Anknüpfungspunkte mit dem Verhalten der Teleostier, deren Scheide gleichfalls durch jene Elastica interna repräsentirt wird. Dagegen entstehen engere Verbindungen mit Chimaera und den Dipnoï, deren Chordascheide gleichfalls Zellen führt, und dadurch als auf ähnliche Weise wie jene der Selachier entstanden wird beurtheilt werden dürfen. Zur Elastica interna tritt bei diesen noch ein Theil aus dem skeletogenen Gewebe und formirt eine Umhüllung der Chorda; dieser Zustand der Chordascheide enthält somit mehr als jener andere, der nur aus der Elastica interna der Selachier gebildet wird. Da man aber die Elastica der Chorda der Ganoïden und Teleostier gleichfalls als »Chordascheide« zu bezeichnen pflegt, dürfte eine Unterscheidung auch in der Bezeichnung nothwendig werden, wesshalb ich die ebenso allen übrigen Wirbelthieren zukommende Elastica interna der Selachier, als primitive oder cuticulare Chordascheide, die bei Selachiern, Chimären und Dipnoï noch hinzutretende Schicht als skeletogene Chordascheide bezeichnen will.

Auch die angenommene Gleichwerthigkeit der beiden Elasticae verliert ihre Bedeutung; die Elastica interna als primitive Chordascheide hat einen ganz anderen Werth als die Elastica externa; nicht bloss durch ihr allgemeines Vorkommen bei allen Wirbelthieren, sowie durch die mächtige Entfaltung, die sie

*) Auch da, wo diese Schicht rundliche Zellformen führt, ist die Sonderung aus der Richtung des Wachsthums ableitbar.

Digitized by Google

in einzelnen Fällen bei persistirender Chorda, z. B. bei den Stören, besitzt, sondern auch durch ihr gleichmässiges Verhältniss zur Chorda, von deren äusserster epithelartiger Zellschicht sie als Cuticularschicht differenzirt wird, stellt sie ein Organ von fundamentalem Charakter vor, gegen das die beschränkt vorkommende Elastica externa als höchst untergeordneten Ranges zurücktritt. Entsteht aussen von der Cuticularschicht noch eine elastische mit Spalten und Lücken ausgestattete Membran, so muss diese selbstverständlich als von der cuticularen Scheide verschieden betrachtet werden, und nur sie verdient die Bezeichnung Elastica interna. Sie ist ein eben so secundäres Product wie die Elastica externa. Bei der durch Kölliker angebahnten Confundirung dieser beiden elastischen Membranen mit der cuticularen Chordascheide, welche durch elastische Eigenschaften vielleicht, wenn auch nicht durch ihre Textur, einer elastischen Membran gleichkommt, ist es nothwendig, die beiden elastischen Membranen anders zu bezeichnen. Ich will sie daher als Membranae limitantes unterscheiden, und die innere, der Cuticular-Scheide nach aussen aufliegende und sie von der skeletogenen Scheide trennende als Limitans interna, die in der skeletogenen Schicht aufgetretene, die skeletogene Scheide nach aussen abgränzende als Limitans externa bezeichnen. Beide Limitantes sind somit Gränzmembranen der skeletogenen Chordascheide.

Nach dieser über die Verhältnisse der Chordascheiden gewonnenen Orientirung wende ich mich zu dem in das Cranium übergehenden Theil der Chorda, um die Frage zu beantworten, welchen Antheil jene Scheidenbildungen am Aufbau des Craniums besitzen. Meine Untersuchungen erstrecken sich auf Embryonen von Heptanchus cinereus, Acanthias vulgaris, Scymnus lichia und Mustelus vulgaris.

Von Heptanchus boten Embryonen von 12 Cm. Länge am vorderen Abschnitte der Wirbelsäule die Chorda von einer deutlichen hellen Scheide umgeben, der eine peripherische Schicht kleiner Chordazellen epithelartig angelagert war. Nach aussen folgte die skeletogene Chordascheide mit ringförmig angeordneten Faserzellen, nach aussen durch eine sehr deutliche Limitans abgegränzt. Eine Limitans interna habe ich nicht wahrnehmen können. Auf der Limitans externa sassen die knorpeligen Bogen. An der Occipital-Region des Craniums ergab sich noch ein ähnliches Verhalten. Die skeletogene, aus Faserzellen mit Intercellular-Substanz (Faserzellen-Knorpel) bestehende Chordascheide war von gleicher Dicke, nur schien die Chorda etwas geringer an Durchmesser, und der auf der Limitans externa sitzende Knorpel war der Knorpel der Schädelbasis, der jedoch über wie unter der skeletogenen Scheide nur eine ganz dünne Lage bildete. Das letztere Verhältniss ergab sich auch weiter nach vorn zu, hinter

Digitized by Google

der Mitte der Basalstrecke, doch war hier die Chorda und die skeletogene Scheide wesentlich verändert. Die Chorda erschien bedeutend dünner und bot auf Querschnitten eine längs-ovale Gestalt. Die peripherische Zellschicht war nicht mehr vorhanden und die Chordazellen selbst waren gleichfalls bis auf ihre intercellularen Particen geschwunden, welche auf Längsschnitten sich als ein Fasernetz darstellten. Die cuticulare Chordascheide erschien als eine helle, die Chorda umgebende Zone (Taf. XXI, Fig. 5 *C*) und ging peripherisch ohne scharfe Abgränzung in die hyaline Intercellular-Substanz einer mächtigen Knorpelschicht (*F*) über, welche die skeletogene Chordascheide vorstellte und von der Limitans externa (*L*) umgeben war. Wie die Chorda, bot auch die skeletogene Scheide einen ovalen Querschnitt; der Schädelknorpel (*B*) nahm hiezu gleichfalls eine mehr laterale Lage ein, so dass nur ein ganz geringer, nur wenige Zellen umschliessender Theil oben die skeletogene Scheide bedeckte, während unten diese Verbindung des cranialen Knorpels an einzelnen Querschnitten ganz fehlte.

Weiter nach vorne zu war die Chorda seitlich minder comprimirt (Tafel XXI, Fig. 6), die Chordascheide war noch unbestimmter abgegränzt, und die skeletogene Scheide bildete eine dünne, besonders unten (ventral) sehr reducirte Schicht, deren Limitans externa (*L*) an Schärfe nichts eingebüsst hatte. An einzelnen Stellen zeigte diese feine Längsfalten, die auf dem Querschnitte als Kräuselung erschienen. Die skeletogene Schicht war dabei sowohl oben wie unten von hyalinem Knorpel (*B*) umlagert, und besonders oben (*B'*) ergab sich aus der Stellung der Knorpelzellen, dass die Ueberlagerung durch in medialer Richtung erfolgtes Einwachsen des seitlichen Knorpels entstanden war, was sich auch an der dieser Stelle entsprechenden Längsfältelung der Limitans aussprach. Näher an den Sattel heran war ausser einer mehr gegen die Binnenfläche des Craniums gerückten Lage keine bedeutende Veränderung vorhanden, auch blieb die Chorda im Volum selbst noch an der Aufbiegung ziemlich gleich.

Bei Heptanchus tritt also die Chorda mit einer dem hinteren Abschnitte gleichartig differenzirten skeletogenen Scheide in das Cranium und besitzt diese Scheide überall gegen den Schädelknorpel abgegränzt. Das Gewebe der skeletogenen Scheide ändert jedoch seine Beschaffenheit, indem die ringförmig gestellten Fasern allmählich durch mehr rundliche Zellen vertreten werden. Die Vergleichung einer Reihe von senkrechten Querschnitten aus der hinteren Schädelregion lehrt diesen allmählichen Uebergang Schritt für Schritt kennen. Am meisten fällt die Veränderung an der hinteren Hälfte der Basis auf, während vorn mit der geringeren Mächtigkeit der skeletogenen Scheide die Zellen derselben länger gestreckt sind und eine concentrische Anordnung aufweisen, somit dem Verhalten an der Wirbelsäule viel näher stehen.

Digitized by Google

Für Acanthias habe ich Folgendes ermittelt: In den untersuchten früheren Stadien fehlte wie an den Wirbeln die skeletogene Scheide. Um die Chorda war nur die primitive Scheide als Cuticularbildung unterscheidbar, doch war sie etwas dünner als an den Wirbeln. Nach aussen davon folgte dann die Anlage des Schädelknorpels, welche nur an der Seite der Chorda bestand, wie aus dem die Labyrinth-Region betreffenden Durchschnitte in Taf. XXII, Fig. 1 von einem 3,5 Cm. langen Embryo sich ergibt. Embryonen derselben Grösse bieten auch die oben für die Wirbelsäule beschriebene Sonderung einer Zellenlage aus der skeletbildenden Schicht, und ebenda bemerkt man wieder eine zellenfreie Schicht homogener leicht streifiger Intercellular-Substanz, welche sich zwischen die perichordale Zellschicht und den Knorpel der Schädelbasis einlagert (Taf. XXII, Fig. 3). Im nächsten untersuchten Stadium war die skeletogene Scheide vollständig gebildet. Sie nahm bei einem Embryo von 5 Cm. Länge mit der Chorda nicht bloss die ganze Dicke der Basis cranii ein (vergl. Taf. XXII, Fig. 2 *F*), sondern bildete noch einen den lateral anlagernden Knorpel des Craniums oben und unten überragenden Vorsprung. Die äussere Zellenschicht der Chorda bestand noch sehr deutlich, sass aber anscheinend unmittelbar der skeletogenen Scheide auf, so dass man letztere aus der Cuticularschicht der primitiven Scheide entstanden sich vorstellen könnte. Vor der Beurtheilung dieses Verhaltens will ich jedoch die skeletogene Scheide selbst schildern. Sie unterscheidet sich vom Schädelknorpel durch hellere Beschaffenheit der Intercellular-Substanz und ist von ersterem durch eine dünne elastische Membran, die Limitans externa (*L*), abgegränzt. Auch die Zellen sind verschieden, sie erscheinen im Ganzen etwas grösser, manche von ihnen spindelförmig.

Diese Schicht könnte nun für eine von der Chorda selbst gebildete gehalten werden, da nicht wie an der Wirbelsäule in demselben Stadium eine deutliche Cuticularschicht als primitive Chordascheide wahrnehmbar ist und demzufolge die hier bestehende Limitans externa aus der primitiven Chordascheide entstanden angenommen werden könnte. Die äussere Zellschicht der Chorda wäre dann die Bildungsstätte dieser Schicht, sie würde die Intercellular-Substanz geliefert haben, sowie die Zellen, die in dieser eingestreut vorkommen. Dann würde aber die Genese der Chordascheide im Cranium eine andere sein als an der Wirbelsäule, und dieser Umstand fordert zu einer genaueren Prüfung auf. Erwägt man, dass im vorhergehenden Stadium eine primitive Chordascheide (Cuticularschicht) als eine dünne Schicht vorhanden war, dass diese viel geringer war als an der Wirbelsäule, so wird man zu der Auffassung kommen, dass sie an der cranialen Chorda eine minder wichtige Rolle spielt und demgemäss früher als an der Wirbelsäule verschwinden wird. Ein zweiter wichtiger Umstand ist

Digitized by Google

die Beschaffenheit der nächst der oberflächlichen Chordazellenschicht gelegenen Partie der fraglichen Scheide. Diese innerste Partie (Tafel XXII, Figur 2; Taf. XXI, Fig. 7 *C*) finde ich stets ohne Zellen und zuweilen leicht concentrisch gestreift, dabei durch grössere Helle von der Intercellular-Substanz der skeletogenen Chordascheide ziemlich auffallend verschieden. Aus dem Fehlen von Zellen in jenem Theile, sowie aus der ebenmässigen Abgränzung der peripherischen Chordazellenschicht ergibt sich, dass keine Thatsache für die Entstehung der fraglichen Scheide aus der Chorda spricht, dass vielmehr für ihre Entstehung aus perichordalem Gewebe, nämlich aus dem Gewebe der skeletogenen Schicht die grösste Wahrscheinlichkeit besteht. Dazu kommt endlich noch die im früheren Stadium beobachtete Differenzirung einer perichordalen Gewebsschicht.

In Ermangelung directer Beobachtung der kritischen — wahrscheinlich bei Embryonen von 4 Cm. Länge sich findenden — Stadien, verknüpfe ich die beiden von mir untersuchten Zustände durch die Annahme, dass die primitive Chordascheide des früheren Stadiums im späteren ihre scharfe Abgränzung gegen die perichordale Intercellular-Substanz der skeletogenen Scheide verloren hat, wohl durch Verschmelzung mit der Intercellular-Substanz des letzteren, und füge bei, dass ich demzufolge die Limitans als eine secundäre mit der Differenzirung der skeletogenen Scheide aufgetretene Bildung auch in diesem Falle halten muss. Dadurch tritt das Verhalten im Schädel in Zusammenhang mit dem vertebralen Befunde, bei dem durch das Fortbestehen der primitiven cuticularen Chordascheide hinsichtlich der Genese der skeletogenen Chordascheide kein Zweifel sich erheben kann.

Die an dem Gewebe der skeletogenen Chordascheide auftretenden Differenzirungen verhalten sich also auch bei Acanthias etwas verschieden: vertebral entsteht ein Fasergewebe mit ringförmiger Anordnung seiner Elemente, cranial dagegen bildet sich ein Gewebe, welches dem hyalinen Knorpel in Anordnung und Form der Zellen sich anschliesst. In der Occipital-Region der Basis cranii gehen beide Formen in einander über, und der hinterste, wie schon oben bemerkt, später wirbelkörperartig gebaute Theil der Basis stimmt auch im Verhalten der Chordascheide mit der Wirbelsäule überein.

Von späteren Stadien habe ich Embryonen von 20—24 Cm. Länge in Untersuchung gezogen. Im occipitalen Theile der Basis cranii war die Chorda wie in den Wirbeln beschaffen. Die skeletogene Scheide zeigt sich in mehrere Lagen differenzirt, davon die innere mehr hyalinem Knorpel ähnlich ist, indess die äussere dem schon für Heptanchus wie für Acanthias erwähnten Faserzellenknorpel gleichkommt. Eine ringförmige Verkalkung findet sich inmitten dieser Scheide, die eine wenig scharfe, jedenfalls an einzelnen Stellen unterbrochene

Digitized by Google

Limitans gegen den hyalinen Schädelknorpel besitzt. Nach vorn zu verliert sich die Limitans noch mehr, ist nur streckenweise vorhanden, aber bei alledem ist die von ihr umschlossene skeletogene Scheide vom Schädelknorpel durch grössere Helligkeit unterschieden, so dass man im Auffinden der Limitansreste nur eine Bestätigung der aus dem Gesammteindruck der Gewebe sich schon beim ersten Blicke herausstellenden Gränzmarke erkennt. Das Gewebe ist in der ganzen skeletogenen Schicht gleichartiger, und die verkalkte Ringschicht setzt sich nur noch als eine obere und untere Leiste fort. Die Ausdehnung der skeletogenen Scheide geht durch die ganze Dicke des Basalknorpels (Taf. XXII, Fig. 8), indem der Schädelknorpel nur seitlich herantritt, welcher Zustand sich bis zur Stelle der Aufwärtskrümmung der Chorda erhält. Obwohl die letztere bis zu jenem Orte sich etwas verdünnt hat, ist doch die skeletogene Scheide mächtig geblieben und gränzt sich auch noch deutlich gegen den etwas trüber erscheinenden Schädelknorpel ab. Die Gränze bildet auf dem Querschnitte jederseits eine senkrechte Linie, indem die skeletogene Schicht als ein Viereck erscheint, welche Gestalt auch dem Querschnittsbilde der Chorda mehr oder minder ausgeprägt zukommt. Die wie in dem vorigen Stadium nach aussen nicht scharf abgegränzte Chordascheide ist am vorderen Abschnitte deutlicher als am hinteren und bildet eine hellglänzende Zone (*C*), welche nach aussen in die Intercellular-Substanz des Knorpels der skeletogenen Scheide übergeht.

Die oberflächliche Verkalkung des Knorpelcraniums setzt sich hinten, wo die skeletogene Scheide vom Schädelknorpel her einen dünnen Ueberzug erhielt, auf diesem von einer Seite zur anderen fort (*K*). Etwas weiter vorwärts, wo die skeletogene Scheide zur Oberfläche des Basalknorpels tritt, hört die Verkalkung jederseits auf der oberen wie auf der unteren Fläche an der Gränze jener Scheide auf, und erst noch weiter nach vorn geht die Kalkrinde auch auf die skeletogene Chordascheide über. Das trifft auf jene Strecke, an der die genannte Scheide ein vierseitiges Prisma repräsentirt, von dem je eine Seite die Ober- und die Unterfläche des basalen Knorpels bilden hilft.

Während Heptanchus und Acanthias als Repräsentanten der Haie mit persistirender Chorda diesem Verhalten entsprechende Befunde bei Embryonen erkennen liessen, so ist bei den Repräsentanten der anderen Gruppe, Scymnus und Mustelus, das Schwinden der Chorda schon während der Embryonalperiode eingeleitet. Scymnus-Embryonen von 14 Cm. Länge boten einen dem zuletzt bei Acanthias genauer beschriebenen Verhältniss einer prismatisch gestalteten skeletogenen Chordascheide ähnlichen Befund in grosser Ausdehnung dar. Die seitlichen Flächen waren jedoch etwas mehr gewölbt, so dass die Gestalt der Chordascheide sich der Cylinderform nähert, wie das auf Tafel XXII, Figur 5

Digitized by Google

gegebene Durchschnittsbild erläutert. Die skeletogene Scheide gränzte oben und unten an die Oberfläche des Basalknorpels und umschloss eine als senkrechtes Längsband sich darstellende, somit seitlich stark comprimirte Chorda von unansehnlicher Dimension. Sehr entwickelt ergab sich dagegen die als primitive Chordascheide unterschiedene Cuticularschicht (*C*). Der Knorpel der skeletogenen Scheide gränzte sich wieder in seiner ganzen Ausdehnung heller gegen den lateralen Schädelknorpel ab. Von der Limitans zeigten sich nur Fragmente. Nach vorn zu rückte die Chorda näher an die obere Fläche und lieferte mehr scheibenförmige Querschnittsbilder.

Noch mehr als bei Scymnus zeigte sich die Rückbildung der Chorda bei Mustelus. Embryonen von 13 Cm. Länge boten die Chorda schon nahe am Occipitaltheil als senkrecht stehendes Band (Taf. XXII, Fig. 6), das bei geringerer Dicke eine viel grössere Höhe als bei Scymnus besass. Die skeletogene Scheide und die Chordascheide verhielten sich wie bei Scymnus. Aber die Chorda trat früher an die Oberfläche, dem entsprechend die Kalkkruste (*K*) der Binnenfläche der Basis an einer längeren Strecke eine mediane Unterbrechung zeigte. An einer Reihe solcher Durchschnitte der Basis cranii gab sich auch die allmähliche Lageveränderung der Chorda kund, indem dieselbe weiter nach vorn gegen die Innenfläche des Basalknorpels rückt und auf der Sattellehne eine ganz oberflächliche Lagerung erhält. In dem Maasse dieses Emporsteigens geht die Chorda aus der seitlich comprimirten Form in die cylindrische über, wie auf Taf. XXII, Fig. 7 zu ersehen ist. Die skeletogene Scheide findet sich dabei nur an der unteren Chordabegränzung von einiger Mächtigkeit, über der Chorda fehlt sie.

Sowohl die Chorda als die skeletogene Chordascheide geht also eine die früheren Zustände wieder auflösende Rückbildung ein. Das Knorpelgewebe der Scheide ist viel weniger als bei Acanthias oder Heptanchus vom Schädelknorpel abgegränzt, die Limitans externa ist frühzeitiger im Verschwinden begriffen und die Chorda selbst wird durch die an ihr sich äussernde laterale Compression dem Untergange entgegenführt.

Bei alledem ist das Verhalten der bezüglichen Gebilde ein mit den anderen Selachiern gemeinsames: eine die primitive Chordascheide umgebende Gewebsschicht sondert sich aus dem skeletogenen Gewebe und formirt eine neue Scheidenbildung, die von einer elastischen Membran umgeben vom übrigen Knorpel des Schädels abgegränzt ist. Die Chorda bildet mit dieser skeletogenen Scheide den grössten Theil des medianen Abschnittes der Schädelbasis bis nahe an den Sattel. Bei allen geht der anfänglich abgegränzte Knorpel der skeletogenen Scheide allmählich wieder in den lateral an ihn stossenden Schädel-

Digitized by Google

knorpel über, früher bei den einen, später bei den anderen, und stellt damit den vor der Differenzirung der skeletogenen Scheide bestehenden Zustand im Wesentlichen wieder her.

In der Sonderung einer skeletogenen Scheide um den cranialen Abschnitt der Chorda besteht eine unverkennbare und bedeutungsvolle Uebereinstimmung mit dem Verhalten an der Wirbelsäule. Eine Verschiedenheit liegt nur in der Qualität des sich sondernden Gewebes, eigentlich nur in den Formelementen desselben, die am Cranium mehr rundliche Zellen, an der Wirbelsäule langgestreckte spindelförmige Zellen vorstellen, aber in dieselbe Intercellular-Substanz eingebettet sind. Beiderlei Gewebs-Formen gehören somit der gleichen Kategorie an, wie sie denn auch in der Occipital-Region der Schädelbasis in einander übergehen. Wir werden daher weniger Werth auf diese Verschiedenheit legen, als auf die durch die skeletogene Scheide an sich bestehende Uebereinstimmung, welche das schon durch die in den Schädel tretende Chorda mit der Wirbelsäule bestehende Band noch fester knüpft.

Der hintere von der Occipital-Verbindung bis zum Sattel reichende Abschnitt des Schädels ist also dadurch ausgezeichnet, dass nicht bloss die Chorda dorsalis mit ihrer primitiven Scheide in ihn eindringt, sondern dass auch das skeletbildende zum Aufbau des Knorpelcraniums verwendete Gewebe mit einem zur Seite der Chorda gelagerten Theile zu einer besonderen Scheide sich umbildet, welche skeletogene Chordascheide hier ebenso zur Bildung der Basis cranii beiträgt, wie sie an der Wirbelsäule zur Bildung der Wirbelkörper in Verwendung kam.

Die Verschiedenheit des in Rede stehenden Schädeltheiles von der Wirbelsäule besteht also wesentlich nur in der ersterem fehlenden Segmentirung, einer Erscheinung, die übrigens nicht einmal allgemeiner Charakter der Wirbelsäule ist, wie ich später an mehrfachen Beispielen ausführlich erörtern werde.

Zweiter Abschnitt.

Vom Visceral-Skelet.

Dieser den Eingang in den Tractus intestinalis stützende Apparat bildet ein System von Knorpelbogen, welche in verschiedenen Verrichtungen stehen und dem entsprechend mannichfache Formen darbieten. Man unterscheidet die

Digitized by Google

hinteren unter sich mehr gleichartigen Bogen, welche das Gerüste der Kiementaschen bilden, als Kiemenbogen, und zwar als innere, da noch ein zwar nicht allgemein verbreitetes System von äusseren Bogen unter der Oberfläche der Septa der Kiementaschen vorkommt. Darauf folgt nach vorn ein Bogenstück, dessen medianes Verbindungsglied den die Zunge repräsentirenden Vorsprung der Mundhöhle trägt: der Zungenbeinbogen. Ein fernerer Bogen dient zur Begränzung des Einganges in die Mundhöhle, seine Theile fungiren als Kiefer, daher der Bogen als Kieferbogen benannt wird. Diesem sind nach vorn noch ein Paar rudimentäre Bogen angelagert, welche meist in die Haut der Lippenwinkel eingeschlossen sind und den Namen der Labialknorpel tragen.

Mit allen diesen Bogen, die Lippenknorpel ausgenommen, sind noch Knorpelstücke in Verbindung, welche Stützen für die Kiemen abgeben: die Kiemenstrahlen, die auch am Zungenbeinbogen nicht fehlen und am Kieferbogen in dem als Spritzlochknorpel bekannten Skelettheile ihr homologes Organ finden.

Für diesen Bogencomplex entsteht die Frage, ob die in der Beziehung zum vordersten Abschnitte des Tractus intestinalis sich aussprechende Gleichartigkeit von einer ursprünglichen formalen Uebereinstimmung sich ableiten lasse, und ob die bestehende Verschiedenheit der Ausdruck einer mit der Aenderung der Function aufgetretenen formalen Differenzirung sei. Diese Frage ist um so wichtiger, als es bei ihrer Bestätigung gelingen kann, das ganze complicirte Gerüste des Visceralskeletes von einem einfacheren Zustande abzuleiten und damit auch die in den höheren Abtheilungen aus dem Visceralskelet sich einleitenden Sonderungen mit den ersten Anfängen eines für die Wirbelthiere bedeutungsvollen Apparates in Zusammenhang zu bringen. Der vergleichenden Untersuchung der bezüglichen Gebilde wird die Aufgabe zukommen, die Lösung jener Frage zu versuchen.

1. *Kiemenbogen.*

Von den hieher gehörigen Bildungen sind die der Schlundwand zunächst gelagerten Bogenstücke als innere Kiemenbogen von den äusseren unterschieden. Sie tragen nach aussen gerichtete Knorpelstücke, die Kiemenstrahlen, und auf diese folgt zu äusserst, theilweise unter dem Integumente gelagert, das System der äusseren Kiemenbogen.

Zwischen den inneren Kiemenbogen lagert vom Schlunde her der innere Eingang der Kiementaschen, deren Wände von den Kiemenstrahlen je zweier

Digitized by Google

benachbarter Bogen gestützt werden. Die äusseren Bogen dagegen begränzen den äusseren Eingang der Kiementasche. Jeder der genannten Theile soll gesondert betrachtet werden.

Innere Kiemenbogen.

Für diese Skelettheile bieten die Notidaniden nicht bloss durch die grössere Zahl der Bogen, sondern auch durch die Beschaffenheit derselben interessante Verhältnisse dar. Die sieben Bogen von Heptanchus, wie die sechs bei Hexanchus bestehenden erscheinen als schlanke, im Ganzen einfache Paare von Knorpelspangen, deren jede in vier ungleich grosse Stücke gegliedert ist. Die unteren Stücke sind durch unpaare Knorpelstücke, die Copulae (c), verbunden. Das an die Copula tretende Bogenglied will ich darnach als Copularglied Copulare (1) bezeichnen, das obere, frei unter dem Anfange der Wirbelsäule liegende Endstück, sei als dorsales Endglied oder Basale (4) bezeichnet. Letztere Bezeichnung wähle ich wegen der Beziehungen dieser Theile zum Axenskelet, welche ungeachtet ihrer bei Selachiern meist geänderten Verhältnisse doch mit dem Axenskelete in Zusammenhang vorausgesetzt werden müssen. Die beiden zwischen Copulare und Basale liegenden Glieder können als oberes (3) und unteres (2) Mittelglied unterschieden werden.

Vom ersten bis zum letzten Kiemenbogen ist eine Abnahme der Gesammtlänge bemerkbar, die theils durch Verkürzung der einzelnen Glieder, theils durch gänzliche Rückbildung von solchen entsteht. Die Verkürzung findet bei Heptanchus (vergl. Taf. XVIII, Fig. 1) vorzüglich am unteren Mittelgliede statt, bei Hexanchus trifft sie das obere Mittelglied bis zum fünften Bogen (Taf. XVIII. Fig. 2). Sie ist im Ganzen nicht so bedeutend als bei Heptanchus, somit ist die durch verschiedene Länge ausgesprochene Differenzirung der Bogen unter sich bei Heptanchus weiter vorgeschritten als bei der anderen Gattung. Diese Differenzirung drückt sich auch in einer Verbreiterung des Anfanges vom unteren Mittelstücke (2) aus. Sie trifft sich an sämmtlichen Bogen von Heptanchus, am bedeutendsten am letzten und am ersten, von diesem bis zum sechsten abnehmend. Sie dient zur Verbindung der genannten Stücke unter einander, indem die durch die Verbreiterung gebildete Platte sich unter den nächstfolgenden Bogen schiebt und sich dort mittels straffer Bandmasse befestigt. Hexanchus besitzt eine derartige Verbreiterung nur am letzten Bogen ausgesprochen, an den übrigen nur angedeutet, etwas stärker am ersten, bei keinem jedoch zu jener Heptanchus auszeichnenden Verbindung führend. Auch das Ende des oberen Mittelstückes ist verbreitert, und daran fügt sich im Winkel das griffelförmig

Digitized by Google

gestaltete Basale (^{V}) an. Der sechste und siebente Bogen bei Heptanchus, der fünfte und sechste bei Hexanchus besitzen ein gemeinsames Basale, indem der letzte Bogen mit seinem oberen Endstücke sich dem offenbar dem vorletzten Bogen angehörigen Basale anlagert. Das ist besonders bei Hexanchus (Taf. XVIII, Fig. 2) deutlich; modificirt ist das Verhältniss bei Heptanchus, wo das letzte Basale für den siebenten Bogen einen besonderen Fortsatz besitzt, so dass man an eine Verschmelzung von zwei Endgliedern denken könnte. Die Vergleichung mit Hexanchus lehrt aber das thatsächliche Fehlen des Basale für den letzten Bogen, der somit bei dem gleichzeitigen Mangel eines besonderen Copulare nur aus zwei Gliedstücken besteht.

Die Oberflächen der Gliedstücke sind glatt. Auch an den Befestigungsstellen der zwischen den beiden Mittelstücken gelagerten Muskeln — den Adductoren dieser Stücke — ist keine besondere Sculptur bemerkbar. Daraus wird im Gegensatz zu den übrigen Selachiern ein niederer Zustand abzuleiten sein.

Bezüglich der medianen Verbindung der Bogen ist Folgendes zu bemerken. Der erste Bogen hat bei Heptanchus ein sehr kleines Copulare (^{1}), das ihn an den hinteren Rand der grossen Zungenbein-Copula befestigt. Hexanchus entbehrt dieses Verbindungsstückes, und das untere Gliedstück ist direct an die Copula des Zungenbeinbogens angeheftet. Es verbindet sich zugleich mit dem Copulare des zweiten Bogens, und aus dieser bei Heptanchus noch fehlenden Verbindung mag der Verlust des eigenen, schon bei Heptanchus rudimentären Copulare abzuleiten sein.

Die folgenden Bogen stehen sämmtlich mit Copulae in Verbindung. Die nach hinten gerichteten Copularien des zweiten bis vierten Bogens treffen bei Heptanchus mit schlanken Copulae zusammen, die zwischen je zwei Bogen liegen, so dass eine Copula mit je zwei Copularien vorn und mit je zweien hinten zusammentrifft. Die vierte Copula (Taf. XVIII, Fig. 1 c^{V}) ist breiter, aber kürzer als die vorhergehenden. Sie hat nur Beziehungen zum fünften Bogen, da der sechste mit seinem Copulare, der siebente mit dem unteren Mittelgliede an die letzte Copula (C') geheftet ist. Dieselbe ist sowohl beträchtlich verbreitert, als auch in einen hinteren Fortsatz ausgezogen, und gibt darin die Anpassung an die Insertionen mächtiger Muskeln kund.

Daraus sind die medianen Verbindungen bei Hexanchus ableitbar. Der zweite Bogen schiebt sich mit seinen Copularien zwischen die Copularia des dritten Bogens ein und besitzt in dem von den beiden letzteren gebildeten Winkel eine aus zwei ungleich grossen Knorpelstücken dargestellte Copula (c''), die demgemäss auch mit den Copularien des dritten Bogens in Verbindung steht.

Digitized by Google

Die Enden der Copularien des letzteren verbinden sich mit zwei grösseren Knorpeln (*c'''*), die vor einem dritten, unpaaren (*c''''*) liegen. Der letztere liegt im Winkel zwischen den beiden Copularien des vierten Bogens. Wir finden also drei Stücke an der Stelle, wo wir Eine Copula suchen müssten. Diesen Befund erkläre ich aus dem Verhalten des vierten Bogens. Die beiden Copularia desselben fügen sich nämlich mit denen des fünften und mit dem unteren Mittelstücke des sechsten Bogens einer letzten grossen Copula (Taf. XVIII, Fig. 2 *C'*) an, welche ansehnlicher ist, als die letzte von Heptanchus.

Durch die letzte Copula werden also bei Hexanchus drei Paare von Bogenhälften median vereinigt, bei Heptanchus nur zwei. Aus der allgemeinen Verminderung der Bogenzahl bei Hexanchus kann jene Verschiedenheit nicht abgeleitet werden, denn daraus würde viel eher das gegentheilige Verhalten entspringen müssen. Dagegen findet sich eine Erklärung, wenn wir die unpaare Copula (*c''''*) als zwischen den Copularien des vierten Bogens nach vorn gerückt annehmen, so dass dadurch die genannten Copularien zur letzten Copula treten konnten, sowie auch die Verbindung mit dem fünften Bogen eben dadurch sich aufhob. Die beiden vor der kleinen unpaaren Copula (*c''''*) gelegenen Knorpelstücke (*c'''*) sind dann entweder Abgliederungen der Copularia des dritten Bogens oder sind aus einer verbreiterten Copula entstanden, welche zwischen dem dritten und vierten Bogen lag.

Bringt man die grössere der letzten Copula (*C'*) bei Hexanchus durch ihr beträchtlicheres Volum zukommende Bedeutung in Anschlag, so wird ihr Uebergewicht über die vor ihr gelegenen kleineren Copulastücke, sowie die Rückbildung der letzteren begreiflich. Die kleinen Copulastücke müssen in dem Grade an Werth verlieren, als die bezüglichen Copularia der letzten grossen Copula näher rücken, die alsdann die Rolle der einzelnen kleineren übernimmt. Das Aufgeben der ursprünglichen Bedeutung kann dann auch die Theilung verständlich machen, welche zwei Copulae von Hexanchus darbieten.

Die grosse Gleichartigkeit der sämmtlichen Kiemenbogen von Heptanchus, sowie die noch ziemlich bedeutende Gleichartigkeit der Copulae und deren immer zwischen je zwei Kiembogen befindliche Lage lässt das Fehlen eines Copulastückes zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen ziemlich auffallend erscheinen. Man wird sich fragen müssen, weshalb der erste Bogen, anstatt mit dem zweiten eine gemeinsame Copula zu besitzen, die Copula mit dem Zungenbeinbogen theilt, oder vielmehr an dieselbe sich anschliesst und dadurch in der Continuität der Reihe der Copulae eine offenbare Lücke erscheinen lässt. Die Antwort hierauf wird bei einer anderen Selachier-Gruppe gefunden werden.

Digitized by Google

Bei einer zweiten Gruppe der Haie ist das unter den Notidaniden schon bei Hexanchus in Rückbildung begriffene System der Copulae noch ferneren Reductionen unterworfen, und zwar nicht bloss dadurch, dass, wie bei allen übrigen Selachiern, die Zahl der Kiemenbogen sich auf fünf beschränkt. Der erste Kiemenbogen entbehrt gleichfalls der Copularverbindung und empfängt dafür, wie bei den Notidaniden, Bandverbindungen mit dem Zungenbeinbogen oder mit dem zweiten Kiemenbogen. Die erstere Verbindung geschieht bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1) durch ein sehr starkes Ligament, und die zweite wird vorzüglich durch den schon bei Heptanchus vorhandenen plattenförmigen Fortsatz (*p*) vermittelt, der sich von vorn her auf das untere Mittelstück des zweiten Kiemenbogens lagert. Bei Scymnus*) ist diese Verbreiterung am ersten Kiemenbogen sehr gering, dagegen besteht dieselbe bei allen anderen untersuchten Haien (Acanthias, Centrophorus, Squatina, Prionodon, Galeus, Mustelus und den Scyllien). Bei Squatina ist das Copulare des ersten Kiemenbogens ein breites Knorpelplättchen (Taf. XIX, Fig. 1, $^{I.\,1}$), über welchem das Band zur Copula des Zungenbeinbogens tritt. Es ist somit hier viel bedeutender als bei Hexanchus entfaltet. Auch bei Cestracion besteht es (Taf. XIX, Fig. 3, $^{I.\,1}$) und zwar von ziemlichem Umfange. Dagegen erscheint es bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4) schwächer, und noch mehr bei Prionodon (Pr. glaucus, Taf. XVIII, Fig. 5). Bei Acanthias, Centrophorus und Scymnus ist es verschwunden und wird nur durch ein Ligament ersetzt.

Das Copulare des zweiten Kiemenbogens, an das auch der erste sich noch anlehnt, bildet bei Scymnus (Taf. XIX, Fig. 2, $^{II.\,1.1}$) mit dem anderseitigen ein einziges querliegendes Knorpelstück, das man für eine Copula halten könnte, wenn nicht durch die Vergleichung mit dem discreten Copulare des dritten Bogens die andere Deutung nothwendig würde. Beide lagern median mit schrägen Flächen an einander und besitzen zusammen die Form des vorhergehenden unpaaren Copulare). Sie verbinden sich mit nach hinten gerichteter medianer Spitze einer sehr unansehnlichen Copula (c''), welche auch mit den Copularien des vierten Bogens ($^{IV.\,1}$) theilweise zusammenhängt. Zum grösseren Theile stützt es sich

*) Ueber Scymnus siehe auch die Darstellung von C. G. Carus und Otto, mit der meine Angaben im Wesentlichen übereinstimmen. Erläuterungs-Tafeln Heft II, Taf. III, Fig. 15 (als Squalus centrina bezeichnet). Owen, der in seiner »Anatomy of vertebrates« jene Abbildung reproducirt, deutet die beiden aus verschmolzenen Copularien entstandenen Stücke als Copulae (Basibranchials). Dass diess irrig ist, geht erstlich aus dem Vorhandensein einer wahren Copula zwischen dem dritten und vierten Bogen, dann aus dem Fehlen von Copularien an jenen durch Basibranchialia verbundenen Bogen hervor, was Alles auf der bezüglichen Abbildung recht gut erkennbar ist.

Digitized by Google

auf die letzte Copula (*C*), welche zu einer mächtigen Knorpelplatte umgestaltet erscheint. Ihr hinterer kleiner Abschnitt ist vom vorderen abgegliedert. Ausser dem Copulare des vierten Bogens stützt sich auch das untere Mittelstück desselben an ihren Rand, sowie dasselbe Stück des fünften Bogens.

Anders verhalten sich Acanthias und Squatina bezüglich der Copulae. Das dem unteren Mittelstücke des zweiten Kiemenbogens in einem Winkel verbundene Copulare stösst mit dem anderseitigen median zusammen, und beide legen sich mit dem Hinterrande ihres medialen Endes an eine Copula (Taf. XIX, Figg. 1 u. 2 *c'*), die zugleich an den Vorderrand des medial und nach hinten gekrümmten Copulare des dritten Bogens stösst. Dieses erreicht die letzte plattenförmige Copula. Lateral von ihm fügt sich das Copulare des vierten Bogens an die Platte und an den seitlichen Rand derselben ist wieder das untere Mittelstück des fünften Bogens befestigt. Davon sind die Verhältnisse von Squatina ableitbar. Das Copulare des zweiten Bogens ist mehr, das des dritten und vierten minder gekrümmt als bei Acanthias. Zwischen den Copularien des zweiten und dritten liegt eine auf ein rhombisches Knorpelplättchen reducirte rudimentäre Copula, so dass die bezüglichen Copularia unter sich auf grösseren Strecken als mit dieser Copula verbunden sind. Das Copulare des dritten Bogens erreicht das vorderste Ende der grossen, pfeilförmig gestalteten letzten Copula (*C'*), deren vorderer schräg verlaufender Seitenrand sich wie bei den anderen mit dem Copulare des vierten Bogens verbindet, während der letzte Bogen dem Ende des seitlichen Fortsatzes angeheftet ist.

Mit Acanthias stimmt bezüglich der Copulae Centrophorus granulosus überein, während bei C. calceus jene erste Copula verschwunden ist, so dass die grosse Copula-Platte für sämmtliche Copularia vom zweiten Kiemenbogen an fungirt (Taf. XVI, Fig. 1 *c'*). Das Copulare des zweiten Bogens erscheint als ein schlankes, bogenförmig, medial und nach hinten gekrümmtes Stück, das median mit dem anderseitigen vor der Copula-Platte zusammentrifft (1''). Das folgende (1''') wiederholt diese Form im Kleinen, und am dritten — dem Copulare des vierten Bogens — ist die Krümmung wenig bemerkbar (1''').

Von den beiden in den vorgeführten Gattungen vorhandenen Copulae ist also nur die letzte, plattenförmige ein und dieselbe, die andere ist nur bei Acanthias und Squatina homolog, sie liegt bei beiden zwischen den Copularien des zweiten und dritten Bogens. Bei Scymnus dagegen ist zwischen dem dritten und vierten Bogen die Copula erhalten, die bei den beiden anderen fehlt. Dem entspricht das verschiedene Verhalten der Bogen zur Copula-Platte, welche bei Scymnus nur von zwei Bogen, bei Acanthias und Squatina von dreien erreicht wird. Durch dieses ungleiche Verhalten wird auf den bei den Notidaniden

Digitized by Google

bestehenden Zustand verwiesen, wo noch eine grössere Zahl von Copulae besteht, von denen sich bei anderen Haien nur einzelne, aber verschiedene erhalten haben.

Die bei Acanthias und Squatina angetroffene Copula finde ich auch bei Spinax und Cestracion, allein in bedeutend verschiedenen Beziehungen. In beiden Gattungen tritt sie vorn von der letzten plattenförmigen Copula (*C*) ab und liegt so zwischen den Copularien des dritten Kiemenbogens, die seitlich von ihr zur Verbindung mit jener Copula-Platte gelangen. Schlank und von ziemlicher Länge ist die genannte Copula bei Spinax (Taf. XVIII, Fig. 6 *c''*), kurz und dick bei Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3 *c''*). Sie bildet bei letzterem einen bedeutenden ventralen Vorsprung, der sich auch noch auf die grosse Platte fortsetzt.

Die Uebereinstimmung von Cestracion und Spinax im Besitze einer homologen Copula wird durch das Verhalten der Copularia ziemlich modificirt, denn während diese Stücke bei Cestracion sehr bedeutende und gerade gestreckte Knorpelstäbe vorstellen, sind sie bei Spinax sämmtlich schlank und etwas gebogen, durch welch' letzteres Verhalten sie vielmehr mit Acanthias übereinstimmen, und dadurch zu der die Copularia von Centrophorus calceus (Taf. XVI, Fig. 1, 1'' 1''' 1'''') auszeichnenden Bildung führen. Von den Copularien von Acanthias unterscheidet sie übrigens der Mangel einer terminalen Verbreiterung, die dort zugleich den Ausschluss der einzigen vorderen Copula (*c''*) von der Verbindung mit der Copula-Platte zu bedingen scheint. Der letzte Kiemenbogen zeigt in seiner Verbindung mit der Copula-Platte bei Cestracion gleichfalls ein eigenes Verhalten, indem er mit einer bedeutenden Verbreiterung dem seitlichen Rande der Platte sich anlegt, was ich annähernd nur bei Centrophorus und Scyllium, angedeutet nur bei Galeus finde. Bei den anderen Haien dagegen kommt dem Verbindungstheile dieses Bogenstückes eine Verschmälerung zu.

Den wichtigsten am Copular-Systeme wahrnehmbaren Befund bietet Cestracion im Besitze eines zwischen der Copula des Zungenbeinbogens und den Copularien des zweiten Kiemenbogens liegenden eiförmigen Knorpelstückchens (Taf. XIX, Fig. 3 *c'*). Es findet sich in einer den weiten Raum zwischen jenen Theilen ausfüllenden Membran eingeschlossen und zeigt ausser dieser mehr indifferenten Verbindung zu keinem der benachbarten Skelettheile nähere Beziehungen. Wenn man nach der Bedeutung dieses Knorpels forscht, hat man sich zunächst zu fragen, ob an der Stelle, wo er sich findet, ein Skelettheil vorausgesetzt werden durfte und dann, welchem System er angehören kann. Die streng mediane Lagerung wird den Knorpel den Copulae zureihen lassen. Da aber bei den Notidaniden erkannt wurde, dass die Kiemenbogen immer zu zwei

Digitized by Google

Paaren mit einer Copula sich verbinden, da ferner nur zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen eine Copula durchgehend, selbst bei den Notidaniden, vermisst wurde, so wird jener Knorpel Repräsentant einer Copula des ersten und zweiten Kiemenbogens sein. Dass er nicht zwischen den ersten Kiemenbogen und das Zungenbein gehört, geht aus dem Bestehen der Copula des Zungenbeinbogens hervor, und ebenso erhellt aus dem Vorkommen einer Copula, welche den zweiten und dritten Bogen verbindet, dass er nicht diese Copula vorstellen kann. Es bleibt also nur noch die genannte Beziehung übrig, für die wir noch den bedeutenden Grad der Rückbildung constatiren müssen. Aus einer solchen und noch weiter gehenden Rückbildung leitet sich das gänzliche Fehlen dieser Copula bei allen anderen Haien ab.

Auch nach einer anderen Seite hin ist dieses Rudiment einer Copula bemerkenswerth. Aus dem Mangel von der ursprünglichen Copula-Natur entsprechenden Verbindungen geht nämlich auf's Klarste hervor, dass der Anstoss zur Rückbildung nicht im Knorpel selbst gesucht werden kann, sondern vielmehr im Verluste seiner Beziehungen zu anderen Skelettheilen, also im Aufhören seiner Function. Wir treffen das Knorpelstück ausser functionellen Beziehungen als Skelettheil und dabei auf einer Stufe der Rückbildung, welche eben aus der verlorenen functionellen Bedeutung erklärbar wird. Was die Lösung der Verbindung dieser Copula mit den bezüglichen Kiemenbogen veranlasst und somit die Rückbildung hervorgerufen haben kann, soll weiter unten besprochen werden.

Nicht geringe Verschiedenheiten finde ich bei den untersuchten Carchariae. Prionodon glaucus besitzt eine mit den Copularien des zweiten Kiemenbogens verbundene Copula (Taf. XVIII, Fig. 5 *c''*), die sich genau zwischen die beiden Copularien einschaltet, ohne die nächstfolgenden Copularia zu berühren. Die Copula ist ganz in die Dienste des einen Bogens getreten. Es wird dadurch ein den verschmolzenen Copularien desselben Bogens von Scymnus äusserlich ähnliches Verhalten erzeugt, so dass man jenes Stück durch die Verschmelzung der Copula und zwei Copularien entstanden ansehen und in dem Zustande bei Pr. glaucus den Weg dazu angebahnt vermuthen könnte. Auch die Copularia des dritten Bogens schliessen eine Copula zwischen ihren Endflächen ein, stützen sich aber theilweise auf die grosse Copula-Platte (*C'*), deren Vorderrand jene kleine Copula (Taf. XVIII, Fig. 5 *c''*) angelagert ist. Somit bestehen hier vor der Copula-Platte noch zwei Copulae, welche zusammen, abgesehen von den Notidaniden, bei keinem der anderen Haie vorkommen. Die vordere entspricht der bei Cestracion, Squatina, Acanthias und Centrophorus calceus vorkommenden Copula; die hintere ist der bei Scymnus vorkommenden homolog. Die vordere

Digitized by Google

erhält sich auch bei Prionodon melanopterus, dem die hintere spurlos fehlt. Die Copularia des dritten Kiemenbogens treten hier median an einander stossend zur grossen Copula-Platte heran und haben vor sich die kleine Copula liegen, an deren Vorderrand die Copularia des zweiten Bogens gleichfalls median zusammenstossen. Auch die grosse Copula-Platte ist von der bei Pr. glaucus abweichend, sie ist länglich geformt und mit einem auf das zugespitzte Hinterende auslaufenden Kiel versehen. Pr. glaucus zeigt sie schlanker und länger, am breiteren Vordertheile zweimal gegliedert.

Eine Beschränkung des gesammten Copula-Systems der Kiemenbogen auf die Copula-Platte finde ich bei Galeus, Mustelus*), Scyllium, Pristiurus. Bei allen besteht eine bedeutende Convergenz der beiderseitigen Copularia des zweiten und vierten Bogens nach hinten zu, jedoch erreichen nur jene des ersten und vierten Bogens den Vorderrand der Platte, während die des zweiten nicht ganz dahin gelangen. Die Gestalt der drei genannten Copularia ist cylindrisch bei Pristiurus, terminal sind sie mit schwacher Verdickung versehen. Etwas verjüngt laufen die vorderen bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4) aus, noch mehr bei Galeus (Taf. XIX, Fig. 4). Bei letzterem ist die Verbindung mit den unteren Mittelgliedern der je vorhergehenden Bogen eine fast ebenso innige als mit denen der ihnen zugehörigen Bogen. Die grosse Copula-Platte bietet bei diesen Haien ausser geringen Verschiedenheiten in der Form nur das Bemerkenswerthe, dass bei Scyllium ihr hinteres Ende abgegliedert ist. An dem abgebildeten Präparate von Scyllium catulus ist die Gliederung zweifach.

Aus der bei verschiedenen Gattungen der Haie vorkommenden Quertheilung der grossen Copula-Platte könnte man die Entstehung der einheitlichen Platte aus der Verschmelzung mehrerer hinter einander gelegener Stücke folgern, wenn nicht der Mangel eines zu diesen Gliedern gehörigen Bogens diesem entgegenstände. Andererseits geht schon bei den Notidaniden, aber auch bei anderen Haien, z. B. Scymnus und Prionodon glaucus, unzweifelhaft hervor, dass die Copula-Platte das mediane Verbindungsstück für den vierten und fünften Kiemenbogen vorstellt.

Innerhalb der einzelnen Gruppen der Haie ergeben sich somit für das System der Copulae bedeutende Verschiedenheiten. Die schon bei den Notidaniden aufgetretene Rückbildung einzelner Copulae schreitet noch weiter fort und

*) Von Molin werden bei Mustelus vulgaris Copulae für den ersten und zweiten Bogen in Gestalt kleiner rundlicher Knorpelstücke beschrieben und abgebildet. Abgesehen von der Verschmelzung der unteren Endglieder der Bogen, die irriger Weise dem je vorhergehenden Bogen zugetheilt sind, während sie dem je nächsten angehören, muss ich bemerken, dass ich bei dem von mir untersuchten Exemplare derselben Art keine Andeutung dieser Copulae finden kann.

Digitized by Google

gibt sich als eine innerhalb der Abtheilungen selbständige Erscheinung zu erkennen. So trafen wir bei den Dornhaien den minder rückgebildeten Zustand durch eine Copula zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen ausgezeichnet, so bei Spinax, Acanthias und einer Art von Centrophorus, indess eine andere Art der letzten Gattung auch jene Copula entbehrt. Ebenso finden wir bei Prionodon die eine Art mit zwei Copulae versehen, welche beide der anderen Art abgehen. Die Rückbildung zeigt sich somit bei sonst ziemlich verschiedenen Gruppen, und ist innerhalb derselben eine selbständige Erscheinung, wie schon durch die verschiedenen von ihr betroffenen Copulae angezeigt wird. Das gemeinsam Ererbte wird also nicht der Mangel, sondern der Besitz der Copulae sein.

Aus dem Verschwinden der den vorderen Kiemenbogen zukommenden Copulae entsteht für die letzte zur Platte umgewandelte Copula eine erhöhte Bedeutung. Wie ihr functioneller Werth in dem Maasse steigt, als sonst durch besondere Copulae verbundene Kiemenbogen sich allmählich ihr zuordnen und mit ihr Verbindungen eingehen — am vollständigsten ist das unter den von mir untersuchten Haien bei Centrophorus calceus erreicht —, so gewinnt sie auch an Umfang und entfernt sich dadurch von dem indifferenteren Zustande, der wenigstens bei Heptanchus noch in dem relativ viel geringeren Volum sich erkennen liess. Dass jedoch diese Platte ihre Bedeutung nicht ausschliesslich aus der Verbindung mit Kiemenbogen gewonnen hat, geht aus ihren Beziehungen zur Muskulatur wie zum Herzen hervor.

Die Ausdehnung des hinteren Theiles der Platte in eine bald breitere, bald schmalere Spitze entspricht der Anfügung von Muskeln des Abdomen, und der grösste Theil der ventralen Fläche dient zur Anlagerung des Pericardiums, wie weiter unten bei Untersuchung einiger Verhältnisse des letzten Kiemenbogens geschildert werden soll.

Die Reduction des Copula-Systems der Haie auf eine einzige Platte führt uns zu den Rochen, bei denen diese Bildung typisch geworden ist.

Die Rochen besitzen im Verhalten der Kiemenbogen noch bedeutendere Modificationen, welche erst beim Zungenbein eine genauere Würdigung erfahren können. Bezüglich der ventralen Verbindungen hat die letzte schon bei den Haien sehr vergrösserte Copula noch weitere Ausdehnungen erfahren und nimmt die Copularia von mindestens drei Bogen auf, des zweiten, dritten und vierten, während der fünfte, eines Copulare entbehrende Bogen mit seinem unteren Mittelstücke eine directe Anfügung eingeht. Somit ist darin die Uebereinstimmung mit der zuletzt aufgeführten Gruppe der Haie nicht zu verkennen, und der Anschluss wäre ein unmittelbarer, wenn nicht die Ausführung im Einzelnen eine

Digitized by Google

viel grössere Mannichfaltigkeit ergäbe, als Ausdruck einer weiter vorgeschrittenen Differenzirung.

Bei Rhynchobatus ist die Copula-Platte an Volum gegen die der anderen Rochen am geringsten entwickelt (Taf. XVI, Fig. 1 *C'*). Sie stellt, von der ventralen Fläche betrachtet, ein quergezogenes Sechseck vor, dessen längste Seiten nach vorn und nach hinten sehen. Je zwei schmale Seiten sind lateral gerichtet. An die hintere dieser beiden Seiten lenkt der fünfte Kiemenbogen (V) ein, an die vordere stösst ein kleines Copulare (V''') des vierten Bogens. Es besitzt an der unteren Fläche eigenthümliche Sculpturen. Darauf folgt das erst nach aussen, dann medianwärts gekrümmte Copulare (III'') des dritten Bogens, welches auch zum Theil mit dem vierten Bogen sich verbindet und an seinem vorderen median gerichteten Theile eine breite abgerundete Platte bildet. Endlich median von dem vorhergehenden tritt das Copulare (II'') des zweiten Bogens von der Copula ab, verläuft erst, dem anderseitigen angelagert, nach vorn, um dann dicht hinter der schlanken Copula des Zungenbeinbogens in eine nach aussen und hinten gekrümmte sichelförmige Lamelle überzugehen, an deren Ende der zweite und auch der erste Kiemenbogen sich befestigen. Aus dem letzteren Verhalten könnte die Zuständigkeit dieses gleichfalls höchst eigenthümlich geformten Copulare zweifelhaft scheinen, aber durch das Verhalten der Torpedines wird die erwähnte Beziehung festgestellt, wenn man auch nicht schon aus der Anordnung bei vielen Haien (Centrophorus calceus, Scyllien etc.) einen bestimmten Anhaltepunkt gewonnen hätte.

Die Copula-Platte von Raja (Taf. XVII, Fig. 1 *C'*; Taf. XIV, Fig. 6) übertrifft besonders durch ihre Ausdehnung nach hinten jene von Rhynchobatus und die beiden letzten Copularien folgen sich wie bei diesem. Das des dritten Bogens ist hakenförmig gestaltet (III'') und erscheint in bestimmterer Beziehung zu seinem Bogen als bei der erst erwähnten Gattung. Die sichelförmigen Copularstücke des zweiten Bogens sind dagegen rudimentär. An der bei Rhynchobatus die Verbindung mit der Copula-Platte besitzenden Stelle treten zwei mit der Platte continuirliche Fortsätze (I'') ab, welche in leichter lateraler Krümmung divergiren und hinter der Zungenbein-Copula ihr Ende erreichen. Man wird diese unbedenklich als Copularia des zweiten Bogens deuten dürfen, die terminal mit der Copula-Platte verschmolzen sind und die Verbindung mit dem bezüglichen Bogen verloren. Der damit frei gewordene Bogen compensirt die verlorene eigene Copular-Verbindung durch einen Fortsatz, den er zum Copulare des dritten Bogens sendet.

Noch mehr als bei Raja ist bei Torpedo (Taf. XX, Fig. 1) die Copula-Platte gewachsen. Eine schon bei Raja bestandene Vertiefung der ventralen

Digitized by Google

Fläche ist noch bedeutender ausgeprägt. Sie ist fast ein gleichseitiges Rechteck mit abgerundeter vorderer Ecke. Die beiden in letzterer zusammentretenden Ränder nehmen die Copularien des zweiten bis vierten Bogens auf. An den seitlichen Ecken befestigt sich der fünfte Bogen. Das Copulare des zweiten (1^{II}) erscheint in drei Stücke gegliedert, es verbindet sich ausschliesslich mit dem genannten Bogen, an den in einiger Entfernung von dem Copulare noch das Ende des ersten Bogens tritt, welchem auch der Zungenbeinbogen sich angeheftet hat. Ausser der Copularverbindung besitzt der zweite Bogen noch einen Fortsatz zum Copulare des dritten, der eines ähnlichen Fortsatzes zum vierten entbehrt. Dieser Fortsatz bestand auch bei Raja; dass er bei Haien über mehrere Kiemenbogen verbreitet vorkommt, ist oben aufgeführt worden. Das vierte Copulare (1^{IV}) erscheint als eine breite vierseitige Platte, die nur mit einem schmalen Fortsatze dem Bogen verbunden ist.

In den drei vorgeführten Formen erscheint die grösste Selbständigkeit der Copularia bei Torpedo, sie spricht sich in der durch Abstände getrennten Anfügung an die Copula-Platte aus und steigert sich beim ersten Copulare (dem des zweiten Bogens) zur Gliederung. So muss ich dieses Verhalten auffassen, nachdem bei allen Haien die Copularien ungegliedert sind. Diese Selbständigkeit sinkt an demselben Stücke bei Raja zu einer Verkümmerung herab, die den Rest des Knorpels sogar einem ihm fremden Theile (der Copula-Platte) verschmelzen lässt. Dass die Rückbildung bei Raja aus einem ähnlichen Verhältnisse hervorging, wie es bei Torpedo besteht, ist nicht unwahrscheinlich. Denn wenn die functionelle Bedeutung der Copularia auf eine Zusammenfügung gerichtet ist, und auf eine Vereinigung abzielt, so ist diese gewiss in dem Maasse gemindert, als das Verbindungsstück nicht mehr ein Ganzes, sondern mehrere beweglich verbundene Glieder vorstellt. Von da an ist dann nur noch ein Schritt bis zur Reduction eines Gliedes, wodurch das Copulare seine Skeletverbindung mit dem bezüglichen Kiemenbogen, ähnlich wie bei Raja, verliert. Bei Rhynchobatus endlich bestehen zwar alle drei Copularia, aber sie sind mit Verlust ihrer Selbständigkeit in eigenthümliche Formen übergegangen und erscheinen zusammengenommen als ein die Kiemenbogen seitlich angefügt tragendes Ganze *).

*) Von Stannius (Zootomie der Fische, S. 53) sind die Verhältnisse der ventralen Verbindungen bei den Rochen nicht ganz richtig erkannt worden. »Bei vielen Rochen, z. B. den Torpedines, bei Rhynchobatus u. a. hat nicht eine successive Einlenkung der einzelnen Glieder statt, sondern die eines gemeinsamen Stückes, das die Summe der ventralen Segmente der meisten Kiemenbogen repräsentirt.« Wenn die »ventralen Segmente« die von mir als Copularia bezeichneten Stücke sind, und anders können die Copularia nicht wohl angesehen werden, so ist die

Digitized by Google

In dem letzteren Verhalten, wie in der für Raja angeführten Verschmelzung von Copularien mit der Copula findet sich die Vorbereitung eines Befundes, der zu einer vollständigen Rückbildung der Selbständigkeit der Copularia, oder vielmehr zu einer Verschmelzung mit der Copula-Platte führt. Solches finde ich bei Pristis, Trygon und Myliobatis. Die daraus entstehende einheitliche Platte nimmt an ihren Rändern die sämmtlichen Kiemenbogen (d. h. die unteren Mittelstücke derselben) auf. Da die neue Bildung aus Verschmelzung vor der Copula-Platte gelegener Theile entsteht, ist die Gestalt des neu gebildeten Theiles dem entsprechend bedeutend in die Länge gezogen und dadurch von der Copula der anderen Rochen verschieden.

Eine bei diesen wie auch schon bei den Haien vorhandene Beziehung zu dem mit der ventralen Fläche des Knorpels verbundenen Pericardium führt bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2) zu der bekannten Umschliessung des Arterienstiels. Jederseits erhebt sich vom Rande der Copula-Platte eine Leiste, die vorn mit der anderseitigen in einem Rundbogen zusammentrifft. Der diesen Bogen bildende Knorpel setzt sich sowohl nach vorn, als nach der Seite zur Hauptplatte fort und umschliesst mehrere Durchlässe für die Kiemen-Arterien. Ein medianer Durchlass (Taf. XIV, Fig. 2 *a b*) besteht eine Strecke weit als Canal, durch welchen der die beiden vordersten Kiemen-Arterien entsendende Arterienstamm tritt. Zu beiden Seiten dieses Canals (*a*) öffnet sich ein kürzerer Durchlass (*c*), dem zur Seite noch ein dritter (*d*) sich findet.

Ich erwähne dieser Einrichtung desshalb, weil sich bei Rhynchobatus an den vor der Copula-Platte sitzenden Copularien Andeutungen finden, welche als eine niedere Stufe jenes Verhaltens anzusehen sind. Die Copula-Platte bildet wieder die dorsale Stützwand für den Herzbeutel. Der Bulbus arteriosus legt sich in eine von zwei Leisten der Copularia (Taf. XIV, Fig. 1, ') des zweiten Kiemenbogens gebildete Furche. Denkt man sich die beiden Leisten zur Umschliessung eines Canales verbunden, so würde daraus der mediane Durchlass von Pristis entstehen. Eine seitliche Rinne wird ferner bei Rhynchobatus je von dem Copulare des dritten Kiemenbogens gebildet, und endlich eine fernere, aber ganz kurze Rinne von dem vorerwähnten [IV] und von

Angabe unrichtig. Gerade bei Torpedo (und Rhynchobatus) sind diese ventralen Segmente sehr vollständig vorhanden. Auch die bei Rhynchobatus vorkommende Eigenthümlichkeit, dass nämlich die unteren Mittelglieder der Kiemenbogen vor ihrem Antritte an die Copularia unter sich zu einer längs der Copularia hinziehenden sehr schmalen Leiste verbunden sind, kann zu jener Angabe keinen Anlass gegeben haben, denn diese Leiste repräsentirt nicht die Summe der ventralen Segmente, selbst dann nicht, wenn man unter dieser Benennung die von mir als untere Mittelglieder bezeichneten Elemente verstehen wollte.

Digitized by Google

dem dritten Copulare (''''). Diese Rinne entspricht genau dem hinteren seitlichen Durchlasse bei Pristis Taf. XIV, Fig. 2 *d*, sowie die andere Rinne dem vorderen seitlichen Durchlasse (*c*) entspricht. Es ist somit die Anlage des ganzen complicirten Schutzapparates der Kiemen-Arterien von Pristis bei Rhynchobatus deutlich vorhanden. Da nun diese Bildung bei Rhynchobatus an modificirten, aber unzweifelhaften Copularstücken sich findet, so folgt daraus, dass der bei Pristis die Durchlässe tragende vordere Abschnitt der grossen Copula-Platte aus einer Verschmelzung jener Copularia mit der ursprünglichen Copula-Platte hervorging *).

Es bestehen noch andere Spuren für die angegebene Abstammung des arterienbergenden vorderen Theiles der Copula-Platte bei Pristis, nämlich die beiden am Vorderrande gegen die Zungenbein-Copula ragenden Knorpelhörner (Taf. XIV, Fig. 2 '') entsprechen genau den Vorderenden der bei Raja vorkommenden Rudimente von Copularien des zweiten Kiemenbogens (vergl. Taf. XVII, Fig. 1). Daraus folgt, dass die complicirte Form der Copula-Platte von Pristis nicht sowohl von dem drei vollständige Copularia-Paare tragenden Zustande von Rhynchobatus sich ableitet, als von einem solchen, bei dem die Copularien des zweiten Kiemenbogens nach Verlust der Verbindung mit letzterem mit ihrem Vorderende ähnlich wie bei Raja frei ausliefen.

Wenn die Vergleichung von Pristis mit Rhynchobatus ergeben hatte, dass die bei ersterem vorkommende einfache Copula-Platte aus der Verschmelzung von drei Paar Copularien mit der primären Copula-Platte entstand, so müssen auch die Copula-Platten von Trygon und Myliobatis so gedeutet werden. Dafür spricht: 1) die lang gestreckte Gestalt derselben, 2) die directe Anfügung der unteren Mittelstücke der Kiemenbogen an den Rand der Platte (Taf. XIV, Fig. 3 *Z*), endlich 3) das Fehlen jeglicher Spur von gesonderten Copularien. Die bei Pristis bestehende Umwandlung der Platte, in die Form bei Trygon z. B., ist durch Rückbildung und Schwinden der auf der Ventralfläche befindlichen Arterien-Durchlässe sich vorzustellen. Trygon besitzt auf der ventralen Fläche sehr deutliche Spuren von Leisten und Furchen, welche den Kiemen-Arterien als Bahnen dienen und mit jenen an den Copularien von Rhynchobatus viele Aehnlichkeit besitzen. Damit will ich jedoch keineswegs eine directe Anknüpfung ausgesprochen, vielmehr nur auf das Gemeinsame hingewiesen haben,

*) Die Copula-Platte von Pristis ist also keineswegs eine blosse Verlängerung der «Cartilago subpharyngea impar», d. h. der ursprünglichen letzten Copula, wie Stannius angibt, l. c. Seite 53.

Digitized by Google

welches Trygon und Myliobatis (und gewiss auch die Verwandten) mit Pristis in der Verschmelzung sonst discreter Copularstücke mit der primitiven Copula-Platte besitzen. —

Mit den Modificationen und Umwandlungen, welche das Copular-System der Kiemenbogen eingeht, mussten zugleich die Veränderungen betrachtet werden, welche Theile der Kiemenbogen selbst, nämlich die unteren Endstücke oder Copularia erleiden. Neben diesen finden sich noch Veränderungen der übrigen Gliedstücke vor. Die bei den Notidaniden in der ziemlich gleichartigen drehrunden Beschaffenheit der Knorpel sich äussernde Indifferenz weicht einer bestimmteren Gestaltung. Die beiden Mittelstücke bieten bei den meisten Haien gegen die Articulationsstelle zu Verbreiterungen. Diess ist am wenigsten bei Squatina ausgeprägt, wo die Verbreiterung nur an dem sehr kurzen oberen Mittelstücke sich findet. Am meisten ist es unter den Rochen bei Rhynchobatus, Raja, Trygon. An der Aussenfläche der Mittelstücke entfaltet sich bei den Haien eine dem hinteren Rande folgende Leiste, an der die Radien befestigt sind. Vor der Leiste bildet sich eine zur Aufnahme der Kiemen-Gefässstämme dienende Rinne, und vor dieser verläuft eine je nach der Breite des Bogens stärkere oder schwächere, stets abgerundete Kante, von der die Muskeln der Kiemenwand entspringen. Dieser Vorsprung ist nach vorn häufig wieder durch eine seichte Furche von dem scharfen Vorderrande des Bogens getrennt, wie bei Raja (Taf. XVII, Fig. 1), auch bei Rhynchobatus, während bei Pristis die Blutgefäss-Rinne sich vorwiegend ausprägt und die Muskelleiste mit dem Vorderrande der Rinne zusammenfällt. Diese Modificationen sind stets mehr an dem längeren unteren Mittelgliede als an dem kürzeren oberen entwickelt. Sie gehen wohl sämmtlich aus Anpassungen an die um die Bogen lagernden Theile hervor.

Auch die articulare Verbreiterung entspricht einer Anpassung. Die Begründung dafür findet sich auf der Innenfläche der Bogen. Die Notidaniden besitzen dort einen unansehnlichen Muskel, der an den beiden Mittelstücken sich festsetzt, ohne dass der Ursprungs- und Insertionsstelle eine besondere Auszeichnung zukäme. Er ist oben bereits als Adductor dieser Stücke bezeichnet. Dieser Adductor spielt eine bedeutende Rolle in der Geschichte der Umformung der bezüglichen Gliedstücke. Bei Acanthias, Scymnus und Squatina ist er unansehnlich. Ursprungs- und Insertionsstelle liegen dicht am Gelenk. Bei Acanthias sind diese Stellen an den Knorpelstücken etwas vertieft. Kleine Grübchen stellen sie auch bei Squatina dar. Andere Haie, wie z. B. Galeus (Taf. XIX, Fig. 4 *m*), Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4 *m*), besitzen sie in längere und tiefere Gruben ausgedehnt, welche auf beiden Gliedstücken liegen und an der Articula-

Digitized by Google

tionsstelle entweder von einander getrennt sind (z. B. bei Scyllium) oder zusammenfliessen (Galeus). Am bedeutendsten sind sie unter den Haien bei Mustelus entwickelt. An dem massiven Kiemenskelete der Rajae sind diese Muskelgruben sehr mächtig, breit und tief, aber an der Articulationsstelle etwas seichter (Tafel XIV, Fig. 6). Aehnlich verhalten sie sich bei Rhynchobatus. An den schlankeren Mittelstücken von Torpedo und besonders bei Pristis sind sie zierlicher gestaltet und mehr in die Länge gestreckt. Sie entsprechen bei Raja und Rhynchobatus der auf der Aussenfläche der Bogen befindlichen Erhebung, an der ein Theil der Radien sitzt. Dieser Vorsprung fliesst hier mit der bei Haien vorkommenden Leiste zusammen, von der die Kiemenmuskeln entspringen.

Wenn wir aussen zur Befestigung von Knorpelradien einen Vorsprung, innen dagegen eine zur Anfügung von Muskeln dienende Vertiefung treffen, so scheint das letztere Verhalten fast wie eine Ausnahme, der Häufigkeit der Fälle gegenüber, wo Ursprungsstellen von Muskeln durch Vorsprünge des Skeletes ausgezeichnet sind. Es ist aber auch die Einsenkung eines Muskels, oder wenn wir es anders ansehen wollen, die Umwachsung der Befestigungsstelle des Muskels von Seite des bezüglichen Skelettheiles nicht minder eine Anpassung an Gegebenes. In dem vorliegenden Falle werden Muskeln, die von einem Kiemenbogenglied zum anderen gehen, bei der zur Schlundwand oberflächlichen Lagerung der Kiemenbogen Einragungen gegen die Schlundhöhle bilden, in demselben Maasse, als das Muskelvolum bedeutend ist und als die beiden sich gegen einander bewegenden Skeletstücke in einem spitzen Winkel sich verbinden. Dieser mit der Zunahme der Muskeln nothwendig eintretende Umstand wird durch die Einlagerung derselben in Nischen des Kiemenskeletes aufgehoben, und so vermag die Vergrösserung der Muskeln ohne Beeinträchtigung des Raumes der Schlundhöhle sich zu entfalten. Die Muskelgruben der Kiemenbogen erscheinen somit als compensatorische Anpassungen, die erst innerhalb des Selachierstammes auftreten. Dass die Weite der Pharynxhöhle damit in Zusammenhang steht, ergibt sich aus einer Vergleichung der Rochen mit den Haien, denn die Muskelgruben und damit auch die Muskeln haben da eine grössere Entfaltung, wo eine geringere Länge der Mittelglieder der Kiemenbogen einer minderen Ausdehnung der Schlundcavität entspricht. So erklärt sich jene Oekonomie des Raumes, die in der Einlagerung der Muskeln in Gruben ausgesprochen ist. Die Vergrösserung des Volums jener Muskeln wird in höheren Ansprüchen an ihre Leistung gesucht werden müssen, welche theils in der respiratorischen Action der Kiemenbogen, theils in ihrer Thätigkeit bei Bewältigung der aufgenommenen Nahrung, in ihrem genaueren Verhalten wenig bekannten Factoren, gesucht werden muss.

Digitized by Google

Die unter den Notidaniden bei Heptanchus vorhandene Verbreiterung des unteren Endes des ventralen Mittelgliedes, welche sich auf den je nächsten Bogen, denselben an der entsprechenden Stelle deckend, lagert, dient zu Bandverbindungen. Diese Deckplatte μ ist bei Scymnus wie bei Hexanchus kaum angedeutet. Bei Acanthias und Centrophorus ist die Einrichtung besonders an den vorderen Bogen deutlich, am vierten fast verschwunden. Wenig ist sie bei Galeus, mehr dagegen bei Mustelus und noch mehr bei Scyllium entwickelt. Am meisten aber bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1), wo die Deckplatte des ersten Bogens weit über das Copulare des zweiten Bogens sich weglagert. Bei Torpedo (T. marmorata) finde ich einen solchen Fortsatz nur am zweiten Kiemenbogen. Die übrigen Rochen besitzen mit den im Ganzen unansehnlichen nach hinten gerichteten, den Deckplatten der Haie entsprechenden Fortsätzen, auch nach vorn gerichtete. An den ersten drei Kiemenbogen von Raja sind deutliche hintere, den nächsten Bogen erreichende Fortsätze da, der zweite besitzt auch einen vorderen (Taf. XVII, Fig. 1 II). Bei Pristis, Trygon und Myliobatis sind nur die vorderen vorhanden. Sie bilden zusammen eine continuirliche, dem grossen Copularstück angefügte Reihe. Diese wird bei Rhynchobatus durch eine unvollständige Verschmelzung der Fortsätze zu einer dünnen Knorpelleiste *) vorgestellt, in der Trennungsspuren die den einzelnen Bogen entsprechenden Abschnitte andeuten.

An den Basalgliedern ist eine ähnliche Differenzirung vorhanden. Die einfacheren bei Hexanchus vorhandenen Formen werden durch Verbreiterungen des mit dem oberen Mittelstücke verbundenen Abschnittes umgewandelt, wobei das Knorpelstück eine messerförmige Gestalt empfängt. Der vordere meist gebogene Rand erscheint dabei als stumpfe Kante, während der hintere mehr gerade Rand die Schneide der Klinge vorstellt. Auch das letzte bei allen pentanchen Selachiern den vierten und fünften Bogen tragende dorsale Endstück bietet unter entsprechender Verbreiterung diese Form. Der bei Heptanchus nur kurze dem letzten Bogen entgegen gesendete Fortsatz ist bei den Haien sehr ansehnlich entwickelt, so dass das Stück wie aus zwei terminal verschmolzenen Stücken erscheint. Besonders auffallend ist das bei Squatina. Die Vergleichung von Heptanchus mit Hexanchus hat bereits gelehrt, dass das dorsale Endstück der beiden letzten Bogen dem vorletzten angehört und nur vom letzten zum Anschlusse benutzt wird. Der dem letzten Bogen entgegen kommende Fortsatz ist also eine spätere Differenzirung. Das Fehlen dieses Fortsatzes,

*) In der auf Taf. XIV in Fig. 1 gegebenen Zeichnung ist diese Leiste nicht sichtbar, da andere, weiter unten zu berücksichtigende Theile ihr auflagern.

Digitized by Google

wie es z. B. bei Scyllium catulus (Taf. XVIII, Fig. 4^{v}) zu bestätigen ist, entspricht also einem niederen Zustande.

Mit dem Breiterwerden des Basalgliedes entsteht auf seiner unteren Fläche eine Muskelgrube. Sie findet sich an den drei vordersten Endgliedern sehr schwach bei Scyllium (Taf. XVIII, Fig. 4 *m*'). Dem vierten fehlt sie, auch bei Galeus, wo die Gruben (Taf. XIX, Fig. 4 *m*') bedeutender vertieft erscheinen. Die Gestalt dieser Stücke wird durch Verbreiterung modificirt, wobei die vorhergehenden den Vorderrand der nachfolgenden decken. Squatina liefert ein Beispiel einer solchen Bildung. Sie ruft hier eine neue Modification hervor, indem die Basalstücke des zweiten, dritten und vierten Bogens in der Mitte ihrer Länge von einem schrägen Canale durchbohrt werden, durch den die Kiemenvene läuft. Bei anderen bildet eine beschränkte Verbreiterung einen hakenförmigen Fortsatz, z. B. bei Mustelus. —

Durch diese Basalstücke werden die Kiemenbogen sowohl unter sich verbunden, als auch an das Axenskelet befestigt. Bei allen Haien lagern sie beweglich unter dem Anfange der Wirbelsäule, der Verbindung mit dem Cranium entbehrend. Diese tritt dagegen theilweise unter den Rochen auf. Bei Raja und Rhynchobatus ist k e i n e r der Kiemenbogen mit dem Cranium in directem Zusammenhange. Das dorsale Endstück des ersten ist mit dem Zungenbeinbogen (resp. dem bei den Rochen an den Schädel getretenen ventralen Stücke desselben) verbunden und besitzt dadurch mittelbare Beziehungen zum Cranium. Die folgenden legen sich an die Basalfläche der Wirbelsäule und sind daselbst fester angeheftet als bei den Haien. Torpedo (Taf. XIII, Fig. 3) besitzt am ersten dorsalen Endstücke einen vorwärts gerichteten Fortsatz (*p*), der mit dem hinteren Rande des Hyomandibulare (*Hm*) sich verbindet, nahe an der Einlenkung desselben an das Cranium. Bei Trygon dagegen heftet sich der erste Kiemenbogen mit einem Fortsatze des oberen Mittelstückes dicht hinter dem Zungenbeinbogen an das Cranium, während das Basalglied an den Anfang der Wirbelsäule gelagert ist und darin mit den übrigen Basalgliedern übereinkommt. Die Befestigung derselben (Taf. XIV, Fig. 2 $^{1-v}$ *br*) an die Wirbelsäule ist eine sehr innige, und bei Myliobatis bietet die Wirbelsäule sogar Vertiefungen zur Aufnahme jener Glieder dar. Die Verbindung des Kiemenskeletes mit dem Axenskelete ist also bei den Selachiern nur in ganz geringem Grade durch das Cranium vermittelt. Da der bei einigen Rochen vorkommende Zusammenhang zwischen Cranium und dem ersten Kiemenbogen durch die Abstufungen, die er in der Verbindung nicht des dorsalen Endgliedes, sondern des oberen Mittelstückes zeigt, als erst spät erworbener sich kundgibt, wird die

Digitized by Google

Trennung vom Cranium als der mit Beziehung auf die Abtheilung primäre Zustand zu gelten haben*).

In dieser Beziehung besteht also bei den Selachiern eine weiter vorgeschrittene Differenzirung als bei den lebenden Ganoïden und den Teleostiern, deren Kiemenbogen unterhalb der Schädelbasis lagern, oder, wie bei den Stören, sogar in engerer Verbindung mit dem Cranium stehen.

Als eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit hebe ich noch die Richtung der Basal-Endglieder hervor, in der alle Selachier, selbst solche, die eine festere Verbindung der Stücke mit der Wirbelsäule besitzen (z. B. Trygon), übereinstimmen. Die Basalglieder sind schräg von vorn nach hinten gestellt und bilden damit einen mehr oder minder bedeutenden Winkel mit den Mittelgliedern der Kiemenbogen (vergl. Taf. XIV, Fig. 2; Taf. XVIII, Figg. 1, 2, 4; Taf. XIX, Fig. 4). Indem hiedurch die einfache Bogenform eine auffallende Modification erfährt, wird nach dem Grunde derselben gefragt werden dürfen. Eine Erklärung für dieses Verhalten finde ich in der Ablösung vom Cranium und in dem daraus sich ableitenden Freiwerden jener Stücke, die ihre Stellung dann der Richtung entlang nehmen, in welcher unmittelbar unter ihnen die Ingesta ihren Weg finden. Die Stellung ist somit von einer Anpassung an die Bahnrichtung der den Pharynx passirenden Bissen anzusehen. Diese Anpassung stellt jedoch einen bereits ererbten Zustand vor, da er schon bei Embryonen (vergl. Taf. XXI, Fig. 4) deutlich erkennbar ist. Auf dieselbe Weise kann auch die ähnliche Stellung der ventralen Endglieder (Copularia) erklärt werden. Wenn das diese Deviationen bewirkende Moment auf die Mittelglieder keinen Einfluss äussert, so vermögen wir in der Verbindung derselben mit den Septis der Kiementaschen und dadurch mit dem Integumente ein die Fixirung dieser Stücke bedingendes Verhalten zu erblicken, welchem jene Endglieder sich entziehen.

Von allen Kiemenbogen ist der letzte mit den tiefst greifenden Modificationen versehen, er bedarf daher einer besonderen Darstellung, nachdem das bisher über die Kiemenbogen Geäusserte zum grössten Theile nur auf die vorhergehenden näheren Bezug hatte. Diese Modificationen erscheinen am letzten Bogen unabhängig von der Zahl der vorhergehenden. Sie bieten bei den Noti-

*) Ich bemerke dies desshalb, weil man bei Rochen in der Verbindung eines Kiemenbogens mit dem das Cranium vorstellenden Theile des Axenskeletes die Fortdauer eines Zustandes sehen könnte, den ich als den ursprünglichen vorauszusetzen Gründe habe. Es wäre also jene Verbindung nicht als ein Rest des ursprünglichen Verhaltens anzusehen. Dass sie durch einen Fortsatz des oberen Mittelstückes und nicht durch das obere Endstück erreicht wird, spricht deutlich für ihre secundäre Natur, und bei der nicht allgemeinen Verbreitung bei allen Rochen stellt sich die Einrichtung als eine erst bei den Rochen erworbene dar.

Digitized by Google

daniden im Wesentlichen Uebereinstimmung mit den übrigen nur fünf Bogen besitzenden Selachiern. Daraus folgert sich, dass der umgestaltende Einfluss in den mit dem Bogen in Beziehung stehenden Theilen gesucht werden muss, dass also auch hier wieder Anpassungen walten müssen.

Durch den Mangel einer Kieme an der hinteren Wand der letzten Kiementasche entbehrt der letzte Bogen der specielleren Beziehung zu den Athemorganen. Es fehlen ihm die Radien (wenigstens in der ausgebildeten Form), und er dient mehr zur Begrünzung und Stütze der inneren Kiemenspalte. Im Reichthum an Gliedern steht er stets gegen die anderen Bogen zurück. Meist besitzt er nur zwei Glieder, so bei den Notidaniden, Acanthias, Galeus, Scyllium u. a. Das grössere entspricht dem unteren Mittelgliede, das zweite dem oberen. Das letztere scheint bei vielen Haien und bei den Rochen mit dem dorsalen Endgliede des vorletzten Bogens verschmolzen zu sein, wenn die bedeutende Länge des zum fünften Bogen tretenden Schenkels jenes Stückes so gedeutet werden darf.

Aus der geringen Gliederung entspringt eine geminderte Beweglichkeit dieses Bogens, welche durch die Verbindung mit dem Schultergürtel noch tiefer sinken muss. Das mächtigste untere Stück erscheint bald in grösserer, bald in geringerer Uebereinstimmung mit dem homodynamen Stücke der vorhergehenden Bogen, bald ist die Verschiedenheit eine mindere. Bei den Notidaniden rufen Fortsatzbildungen oder Verbreiterungen den bedeutendsten Unterschied hervor. Bei den übrigen Haien wird der letztere noch durch mannichfache andere Sculpturen erzeugt, die von Muskel-Insertionen ausgegangen zu sein scheinen. Ausser bei den Notidaniden ist das bezügliche Stück am wenigsten bei den Scyllien differenzirt (vergl. Taf. XVIII, Fig. 4 ^{V}). Es ist zwar breiter als die vorhergehenden, aber am hinteren Rande der äusseren Hälfte findet sich eine Vertiefung. Sie entspricht scheinbar der Muskelgrube der vorhergehenden Stücke. Die Grube führt median zu einem Ausschnitt (*a*), an welchem hinten eine Knorpelzacke vorspringt. In der flachen Vertiefung lagert der Ductus Cuvieri, der durch den von der Zacke überragten Ausschnitt von der dorsalen Fläche des Knorpelstückes zur ventralen gelangt und dann median zum Sinus venosus verläuft.

Bei Galeus (Taf. XIX, Fig. 4 ^{V}) fehlt die Vertiefung, aber der Ausschnitt mit der Zacke besteht in der gleichen Beziehung zum Cuvier'schen Gange, ebenso bei Acanthias, während bei Scymnus und Prionodon der Ausschnitt in gleicher Weise, aber die ihn überragende Zacke noch bedeutender entwickelt ist. Bei Cestracion, auch bei Spinax, fehlt der Ausschnitt. Angedeutet ist er bei Squatina.

Digitized by Google

In diesen Einrichtungen ist eine Anpassung an das Gefäss-System ersichtlich. Mit der Anlagerung des Cuvier'schen Ganges (Taf. XII, Fig. 5 *dc*) empfängt der letzte Bogen Beziehungen zu demselben, er umwächst ihn, bietet ihm zuweilen eine flache Vertiefung zur Einbettung und einen Ausschnitt als Durchtrittsstelle. In der citirten Figur ist dieses Verhalten bei Scyllium dargestellt.

Mit der Ausbildung der Zacke verbindet sich, besonders bei den letzterwähnten beiden Gattungen, eine Verbreiterung an dem medialen Abschnitte des Knorpels. Für die Notidaniden ist derselben schon gedacht worden.

Die besonders bei Hexanchus sehr breite Platte legt sich nur mit einer schmalen Strecke an die Copula, ist aber derselben auch mit dem übrigen medialen Rande durch eine aponeurotische Membran verbunden und vergrössert damit die von der Copula-Platte zur Anfügung des Pericardiums gelieferte Fläche. Aehnlich ist es bei anderen Haien. Von Scyllium habe ich diese Beziehungen zum Pericardium auf Taf. XII in Fig. 5 abgebildet. Somit tritt der letzte Kiemenbogen auch zum Herzen in Beziehung *). In einer grösseren Ausdehnung ist der verbreiterte Anfang jenes Bogens bei Mustelus in Zusammenhang mit der Copula.

Unter den Rochen finde ich ein solches Verhältniss nur bei Pristis, wo das betreffende Knorpelstück mit einer medialen Concavität die Seitenwand für einen das Pericard umschliessenden Raum bildet (s. Taf. XIV, Fig. 2 V). Bei den übrigen Rochen ist durch die Ausdehnung der Copula-Platte die Betheiligung des letzten Kiemenbogens an einer Stützbildung für den Herzbeutel ausgeschlossen. Dagegen erlangt jener Bogen hier eine andere Function, die mit seiner speciellen Umgestaltung in Verbindung steht.

Nahe an der Articulation mit dem oberen Gliede besitzt das Hauptstück des letzten Kiemenbogens eine mit dem Schultergürtel verbundene Stelle. Die Anfügung geschieht durch straffe Bandmasse. Bei den Haien ist der betreffende Theil des Schultergürtels zuweilen durch gelenkkopfartige Bildungen ausgezeichnet, deren ich in einer früheren Arbeit **) Erwähnung that. Obschon bei allen Haien nachweisbar, prägt sich diese Anfügung doch nicht überall an der Verbindungsstelle des Kiemenbogens aus, so z. B. bei den Scyllien, indess bei anderen das bezügliche Bogenstück gegen die Verbindungsstelle zu nicht nur massiver erscheint, sondern auch mit bestimmten Sculpturen versehen ist. Eine

*) Dass nur ein Theil der vom letzten Kiemenbogen gebildeten Verbreiterung zu jenem Verhalten beiträgt, sei hier bemerkt. Ein anderer Theil, der laterale, wird von Muskeln eingenommen, besitzt also andere Beziehungen.

**) Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. II. Heft, S. 75.

Digitized by Google

Verdickung der Verbindungsstelle bieten die Notidaniden. Bei Acanthias und Scymnus ist diese Veränderung weiter differenzirt und entspricht der bedeutenden Stärke des gesammten Gliedes. Aehnlich verhält sich auch Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3).

Am meisten jedoch ist diese Beziehung zum Schultergürtel bei den Rochen ausgebildet, bei denen das bei den Haien noch schwankende Verhalten eine bestimmtere Gestalt gewinnt. Das Bogenstück zeichnet sich nicht nur von den vorhergehenden durch bedeutende Länge aus, sondern es stellt auch durch seine grösstentheils cylindrische Gestalt und den gestreckten Verlauf ein den übrigen Bogen entfremdetes Gebilde vor. Die Differenzirung dieses Abschnittes aus dem gesammten Kiemengerüste ist damit vervollständigt. Er ist ohne Beziehungen zu einer einzelnen Kieme zur Stütze des Kiemengerüstes geworden, und die beiderseitigen Stücke treten wie Strebepfeiler vom vorderen Rande des Schultergürtels zur Seite der Copula-Platte convergirend vor. Raja, Rhynchobatus und Torpedo besitzen dieses Verhalten in sehr ausgeprägter Form (vergl. Taf. XIV, Fig. 1; Taf. XVIII, Fig. 1; Taf. XX, Fig. 1), für welche die bestimmtere Abgränzung und Verbreiterung der Verbindungsfläche besonders bei Torpedo (Taf. XX) bemerkenswerth ist. Ein Bogentheil des Kiemengerüstes, der nach Verlust der Kieme von den übrigen Bogen sich absonderte, wird also durch erst angedeutete, dann allmählich bestimmter hervortretende Beziehungen zum Schultergürtel zu einer Stütze des gesammten Kiemenapparates. Vielleicht ist darin eine Compensation für die Geringfügigkeit der Leistung gegeben, welche der gleichfalls modificirte Zungenbeinbogen gerade bei den Rochen dem Kiemengerüste als Stütze bieten kann.

Durch die bei den Notidaniden bestehende grössere Anzahl der Kiemenbogen wird die Frage angeregt, wie das fünfbogige Kiemengerüste der Mehrzahl der Selachier sich zu jenem der Notidaniden verhalte, dem sechs und sieben Bogen zukommen. Man wird die geringere Zahl als eine Rückbildung aus der grösseren Zahl betrachten können, aber dann fragt es sich wieder: welche Bogen sind durch Rückbildung verschwunden? Nach den Angaben von Stannius kommen am letzten Kiemenbogen vieler Haie Rudimente eines sechsten Bogens vor. Dann würde also die Rückbildung hintere Bogen betroffen haben müssen, und die bestehende grosse Uebereinstimmung, welche der letzte Bogen bei den Notidaniden mit dem letzten Bogen der übrigen Haie besitzt, würde eine von Seiten des letzteren eingegangene Anpassung an die neuen Verhältnisse sein, die nach Rückbildung eines dahinter gelegenen Bogens an ihn herantreten.

Eine derartige Argumentation würde jedoch der sachlichen Begründung entbehren, da die Mittheilungen von Stannius keineswegs vollkommen richtig

Digitized by Google

sind. Allerdings lagert ein Knorpelstück bei vielen Haien dem letzten Kiemenbogen an, allein es findet sich nicht am hinteren, wie von Stannius sehr bestimmt angegeben ward, sondern am äusseren Rande. Daher kann ich diesen Knorpel, der durch seine Beziehungen sich in ganz anderer Weise kundgibt (s. darüber unten), nicht als Rest eines sechsten Kiemenbogens deuten. Die Frage nach den Beziehungen des aus fünf Bogen gebildeten Apparates zu dem aus einer grösseren Anzahl zusammengesetzten der Notidaniden darf auch nicht so behandelt werden, als ob die eine Form der anderen unbedingt als Stammform diene, denn wenn auch bei den Notidaniden sich viele niedere Einrichtungen forterhalten haben, so repräsentirt diese Abtheilung doch keineswegs die Stammältern der übrigen Haie, so wenig als von letzteren die Notidaniden ableitbar sind. Es wird also nur gefragt werden können, ob die mindere Zahl durch Reduction von einer grösseren Zahl sich herleitet, von der bei einer Abtheilung der lebenden Haie noch ein ähnlicher Zustand sich fortvererbt hat. Diese Frage soll, soweit sie für jetzt zugängig ist, in der zweiten Abtheilung dieser Arbeit besprochen werden.

Die durchgegangene Reihe von Formen des Kiemenskeletes bot einerseits vielfache Differenzirungen der einzelnen Stücke der Bogen, von denen die ersten durch ihre gleichartigen Beziehungen zu den Kiementaschen bei aller Veränderung einzelner Theile minder grosse Verschiedenheiten boten, oder doch nur solche, die durch nachweisbare Uebergänge von einem Bogen zum anderen sich verknüpfen liessen. Sehr einfach fanden sich die Knorpelspangen der Bogen bei den Notidaniden. Die drehrunden Stücke derselben gingen bei den übrigen Haien allmählich in breitere Gebilde über, an deren Innenfläche sich mit kleinen Anfängen beginnende Muskelgruben ausprägten; schon bei den Haien erreichten diese eine ziemliche Ausdehnung. Allgemein wurden sie bei den Rochen und erschienen dabei von Einfluss auf das Relief der Aussenfläche der Bogen. Die bedeutendste Abweichung bot der letzte, der leeren Wand der letzten Kiementasche angehörige Bogen dar. Durch die Ausbildung einer schon bei den Notidaniden bestehenden Beziehung zum Schultergürtel erlangte das ventrale Mittelstück dieses Bogens schon bei den Haien eine von dem der anderen Bogen abweichende Gestaltung. Diese entsprach vorzüglich der von diesem Stücke übernommenen Stützfunction, durch die es nach verlorener Beziehung zu einer Kieme *) sich in meist umfänglichem Volum forterhalten haben konnte. Bei den Rochen bildet sich dieses Knorpelstück noch mehr in der angeführten

*) Der Nachweis, dass auch dieser letzte Bogen eine Kieme trug, wird weiter unten geliefert werden.

Digitized by Google

Richtung aus, und verliert dabei auch in seiner Anordnung fast gänzlich den Charakter eines Kiemenbogen-Theiles. Doch bleibt in der Verbindung mit einem dorsalen Endstücke auch in dieser extremen Form die ursprüngliche Beziehung erhalten.

Mehr als an den Mittelgliedern der Bogen sind an den medianen Verbindungstheilen Veränderungen nachweisbar. Die ventralen Endstücke der Bogen verbanden sich bei Heptanchus mit unpaaren Copulae, deren hier fünf bestehen. Nur zwischen dem ersten und zweiten Bogen fehlt die Copula, und der letztere schliesst sich der Copula des Zungenbeinbogens an. Diess Verhalten bleibt für die Haie allgemein, aber in Einem Falle erhielt sich von einer Copula zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen ein Rudiment. Von den Copulae treten nur die vorderen uns gleichartig entgegen. Die letzte ist bedeutend grösser und schon hier nicht mehr blosses Verbindungsstück von Kiemenbogen, sondern Stütze des Pericardiums und Befestigungsstelle von Rumpf-Muskeln. Hexanchus zeigt eine Weiterbildung des Volums der letzten Copula und Rückbildungen an den anderen. Diese werden bei anderen Haien noch weiter geführt, und von den Copulae bleibt ausser der letzten nur noch eine (Acanthias, Squatina, Scymnus), oder auch diese schwindet (Galeus, Scyllium etc.), und die letzte zu einer grossen Platte umgestaltete Copula nimmt die Kiemenbogen, den zweiten bis vierten, mittels der unteren Endglieder oder Copularia auf.

Die Rochen besitzen von dem ganzen System der Copulae nur das letzte Stück. Die drei Paare von Copularia erhalten sich nur in einigen Gattungen selbständig (Torpedo, Rhynchobatus). Das vordere Paar schwindet bei Raja theilweise und verschmilzt seine Rudimente mit der Copula-Platte. Eine wenig bewegliche Verbindung mit letzterem Stücke bieten die Copularia schon bei Rhynchobatus dar. Diess leitet zu dem Verhalten bei Pristis, wo Copularia und Copula zu einem einzigen Stücke zusammentreten. Diese Verschmelzung war durch Beziehungen zu den Stämmen der Kiemen-Arterie eingeleitet, die gleichfalls bei Rhynchobatus angedeutet waren. Bei Pristis gingen aus den bei Rhynchobatus vorkommenden Furchen Canäle hervor. Diese Verschmelzung von Bogenstücken (Copularia) mit der letzten Copula führt zur Bildung einer grossen, die ventralen Mittelglieder aufnehmenden Knorpelplatte bei Trygon und Myliobatis. Diese Platte hat die Beziehungen zu Gefässstämmen verloren und damit auch die Spuren, welche bei der Vergleichung von Rhynchobatus und Pristis den Nachweis für die Entstehung der Platte aus der letzten Copula und drei Paaren von Copularien liefern konnten. Wie Rhynchobatus bezüglich dieser Verhältnisse die Verknüpfung mit Raja und Torpedo darbietet, so verbindet also Pristis die bei Trygon und Myliobatis bestehenden Formen.

Digitized by Google

Von der Reihe der Copulae bleibt somit Ein Stück, welches von den Notidaniden durch die übrigen Haie sich vergrössert und bei den Rochen noch bedeutender wird. Die Lagerung an der unteren Schlundwand hatte ihm den Namen »Cartilago subpharyngea impar« verschafft. Die damit ausgedrückte Beziehung zum Pharynx halte ich für untergeordnet gegenüber der anderen zum Herzbeutel, oder vielmehr zum Herzen und den grossen Gefässen, die es von oben her deckt. Indem diese Knorpelplatte das Herz gegen die Schlundhöhle deckt, hält sie die Einflüsse ab, welche beim Durchgange der Ingesta, wie bei den respiratorischen Bewegungen der Schlundwände auf das darunter gelegene Herz sich äussern müssten, wenn die letzte Copula dem Umfange der vorderen gleichkäme. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet ergibt sich die Copula-Platte in näheren Zusammenhang mit den Circulations-Organen, und die bei Rhynchobatus und Pristis bestehenden Beziehungen der Copularia oder des aus diesen gebildeten, mit der primären Copula-Platte verschmolzenen Theiles erscheinen als eine Weiterbildung und eine Ausdehnung der Function der Copula-Platte.

Kiemenstrahlen.

Diese an der äusseren Seite der Kiemenbogen sitzenden Knorpelstäbchen erscheinen als discrete Skelettheile, welche die Wände der Kiementaschen stützen und damit zu den Kiemen selbst nähere Beziehungen besitzen, als die vorhin beurtheilten Bogen. Sie finden sich nur an den beiden Mittelstücken der letzteren. In der mindesten Anzahl, aber an Volum am stärksten finde ich sie bei Scymnus. Es sind 3—5 mit stärkerer Basis an den Bogen befestigte Knorpelstäbe, welche terminal sich verjüngen. Einer dieser Radien sitzt regelmässig an der Verbindungsstelle des oberen und unteren Mittelgliedes, er sei als Mittelstrahl aufgeführt. Einige Male sah ich, dass ein Strahl einen zweiten nahe an der Basis eingelenkt trug. Der an der Verbindung beider Bogenstücke entspringende Strahl ist auch bei Hexanchus sehr mächtig; ihm folgen aufwärts noch 4—5, abwärts noch 7—8, allmählich an Grösse abnehmend. Die letzten oben wie unten sind ganz kleine Knorpelchen. Die stärkeren Radien sitzen näher an einander. Gleichmässiger sind die auch ziemlich gleich starken Radien bei Heptanchus. Auf einen Bogen kommen 10—12. Das Vorwiegen der mittleren erscheint wie bei Hexanchus auch bei manchen anderen Haien. Cestracion, Acanthias, Centrophorus und auch Galeus besitzen den Mittelstrahl als den bedeutendsten. Bei Centrophorus und Acanthias sind ihm die nächsten dicht angefügt, die übrigen 8—10 sitzen in weiteren, aber ziemlich regelmässigen Abständen. Das kleine dorsale Bogenglied trägt die geringere Zahl. Diese Radien

Digitized by Google

sind aber nicht immer kleiner: bei Mustelus sind sie sogar grösser als die des ventralen Stückes. Die Gesammtzahl beträgt an einem Bogen 8—12 bei Scyllium und Galeus. Einige unansehnliche Knorpelchen finden sich ausserdem noch oben und unten vor, als Rudimente von Radien zu deuten. Bei den Haien bewegt sich die Radienzahl somit zwischen 3—15. Diese Zahl ist den Rochen gegenüber eine geringe.

Bei den untersuchten Rochen finde ich die Radien dichter gereiht und in grösserer Anzahl, besonders bei Rhynchobatus und Pristis (Taf. XIII, Fig. 5). In der Gestalt kommen die der genannten Gattungen wie jene von Trygon (vergl. Taf. XIII, Fig. 2) und Myliobatis denen der Haie gleich, doch ist die Basis der Quere nach verbreitert. Bei Rhynchobatus zähle ich 28—30 Radien an einem Bogen. Der Mittelstrahl ist an seiner Basis mit den benachbarten zu einer Platte verschmolzen, so dass die bei den Haien bestehende Häufung von Radien an der Articulation zwischen oberem und unterem Mittelgliede hier weiter gebildet erscheint. Rhynchobatus theilt diesen Befund mit Pristis (Taf. XIII, Fig. 5 *c*), Trygon und Myliobatis entbehren ihn. Der letzte Strahlen tragende Kiemenbogen bietet (bei Trygon pastinaca) den untersten Radius insofern von den anderen verschieden, als er selbst einige kurze Radien trägt. Es sind das nicht etwa durch Verbreiterung eines Strahles gebildete Stücke, sondern genau dieselben Gebilde, die weiter gegen den Kiemenbogen zu an diesem selbst sitzen. Diess unscheinbare Verhalten sehe ich als eine sehr wichtige Thatsache an, welche zeigt, dass ein Radius dadurch Modificationen seiner Function erleidet, dass er zur Stütze anderer Radien wird.

Raja bietet Veränderungen der bei den übrigen Rochen wie bei den Haien zugespitzt auslaufenden Radien. Nur der Mittelstrahl bleibt in der einfachen Form. Die über und unter diesem sitzenden laufen in eine sehr dünne Knorpelplatte aus, welche sich in zwei Lappen spaltet. Der kleinere und kürzere Lappen ist gegen den Mittelstrahl gerichtet, sieht also bei den oberen Radien abwärts, bei den unteren aufwärts. Der grössere und weiter vorspringende Lappen besitzt die entgegengesetzte Richtung. An den oberen 5—6 Radien sind die Terminalplatten unter einander zu einer Knorpellamelle verschmolzen. Die Radienzahl beläuft sich an einem Bogen gegen 20. Cuvier gibt deren 11—12 an und beschreibt sie als terminal unter einander verschmolzen. Auf 8—9 ist sie bei Torpedo gesunken. Die terminale Verbreiterung der Radien ist hier weiter gebildet, indem die Knorpellamelle beiderseits ausgedehnt ist und durch kleine Buchten mehrfach gelappt wird (vergl. Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1). Die einander zugewendeten Theile der Endlamellen benachbarter Radien berühren sich, legen sich auch theilweise über einander und sind

Digitized by Google

wie ein Dach über dem geschlossenen Theil der Kiementasche gewölbt. Eigenthümlich ist die continuirliche Verbindung der Radien mit den Kiemenbogen. Sie erscheinen dadurch als Fortsätze der Bogen selbst. Zweifelhaft bleibt dabei, ob dieser Befund nicht ein ursprüngliches Verhältniss darstellt, so dass die sonst allgemein vorkommende Selbständigkeit der Radien aus einer Lösung jenes primitiven Zusammenhanges hervorging.

Dem letzten Kiemenbogen werden im Allgemeinen Radien abgesprochen, und in der That fehlen jene Knorpelstäbe, die als Stützen der Kiemen an den anderen Bogen bestehen und mit ihren Modificationen oben vorgeführt wurden. Man könnte daher Zweifel hegen, ob der letzte Bogen je einmal Beziehungen zu einer Kieme besass. So sehr auch die in vielen Punkten bestehende Uebereinstimmung auf ursprünglich gleiche functionelle Beziehungen mit den anderen hinweist, so wenig wird dadurch bei dem nachweisbaren Bestehen anderer Beziehungen des Bogens bewiesen, und die Auffassung desselben als eines Kiemenbogens bleibt nur wahrscheinlich. Sicher gestellt wird sie erst mit dem Nachweis einer Kieme, sei diese auch nur vorübergehend während einer Embryonalperiode vorhanden. Durch das Auffinden von Theilen, welche in ihrer Beziehung zu den Kiemen sich als Attribute der Kiemenbogen ergeben, wird aber auch bei nicht mehr bestehender Kieme die Deutung des bezüglichen Bogens als Kiemenbogen gefördert werden müssen. Solche Theile sind die Kiemenstrahlen.

Am äusseren Rande des fünften Kiemenbogens finde ich bei Scyllium eine Reihe von kleinen Knorpelstückchen gelagert. Sie liegen dicht unter der die letzte Kiemenspalte auskleidenden Haut, also unmittelbar am Vorderrande der äusseren Fläche des Bogens. Zwei oder drei vordere (mediale) Stücke (Taf. XII, Fig. 5 ϱ) sitzen mit breiter Basis am Bogen und laufen in eine scharfe freie Kante aus; sie sind keilförmig gestaltet. Ein drittes oder viertes Stück (ϱ') erstreckt sich dem vorhergehenden dicht angeschlossen längs des übrigen Randes bis zum Ende des bezüglichen Bogentheiles. Es beginnt mit einer Anschwellung, welche die Form des anstossenden Knorpelchens besitzt, bietet dann eine etwas dünne Stelle und setzt sich darauf wieder stärker längs des Bogens fort, um zugespitzt, aber immer dem Bogen anliegend, auszulaufen. Die Länge dieses Stückes beträgt das Doppelte der beiden erst erwähnten Knorpelchen zusammen genommen. Die Stelle, an der diese Knorpelstücke sitzen, entspricht ziemlich genau der Stelle, an der bei anderen Bogen Kiemenstrahlen sich finden. Da an der erwähnten Stelle kein anderer Skelettheil seine natürliche Lagerung haben kann, da ferner ausser den Radien nicht einmal ein Skelettheil existirt, der durch mehrfache einem Bogengliede angelagerte Knorpel-

Digitized by Google

stückchen repräsentirt sein könnte, wird man in jenen Knorpelchen Homologa von Radien zu erkennen haben. Die vorderen, medialen, kleineren Stückchen sind als rudimentäre Radien anzusehen. Das von ihnen noch Bestehende entspricht der Basis. Das längere Knorpelstück (φ') wird gleichfalls auf Radien bezogen werden müssen, allein es bleibt fraglich, ob man es als aus mehreren Radien-Rudimenten verschmolzen oder durch Verlängerung eines einzelnen Rudimentes, durch Auswachsen der Basis eines Radius entstanden sich zu denken hat. Die mit den beiden ersten Stücken gleichartige Gestaltung des Anfangs dieses Stückes macht eine Verschmelzung wahrscheinlich. Jedenfalls sind diese Knorpel sämmtlich aus Radien hervorgegangen.

Bei anderen Haien findet sich an der Stelle, wo bei Scyllium eine Reihe von Knorpelstücken liegt, nur ein einziger Knorpel. Dieser läuft bei Spinax in drei abgerundete Fortsätze aus, wodurch er auf seine Zusammensetzung aus drei Radien hindeutet (Taf. XVIII, Fig. 6 φ). Lang und schmal finde ich ihn bei Mustelus. Gleichfalls lang und an seinen lateralen zwei Drittheilen mit breit aufsitzender Basis versehen erscheint der Knorpel bei Pristiurus. Kürzer, aber massiver, bei Acanthias (Taf. XVIII, Fig. 3 φ) und Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1 φ), noch mehr verkürzt bei Scymnus (Taf. XIX, Fig. 2) und Cestracion (Taf. XIX, Fig. 3). Bei letzterem vermittelt er die Verbindung des letzten Kiemenbogens mit dem Schultergürtel, ist daher vom vorderen Bogenrande weiter nach aussen gerückt.

Diesen Knorpel hat Stannius*) bei einer Anzahl von Haien nach-

*) Zootomie der Fische, S. 81. Die Verschiedenheit in der Angabe von Stannius bezüglich der Lagerung des von ihm als sechster Kiemenbogen gedeuteten Radienrudimentes, im Gegensatze zu der von mir nach dem natürlichen Befunde gegebenen Darstellung, ist mir nur dadurch erklärlich, dass Stannius die Bezeichnung »hinten« in Beziehung auf den Körper des Thieres nimmt, während ich sie nur auf den Kiemenbogen beziehe. Da das in Betracht kommende Stück des fünften Kiemenbogens mehr oder minder schräg von vorn nach hinten gerichtet ist, wird ein an der eigentlichen Aussenfläche des Bogens gelegener Theil da, wo das Bogenstück sich aufwärts biegt, scheinbar eine hintere Lage erhalten. Da der Radienknorpel jedoch keineswegs bei allen an dieser aufwärts gekrümmten Stelle liegt, bleibt es immer noch auffallend, dass Stannius jene Lagebezeichnung so bestimmt geäussert hat. Dass hinter dem Bogen kein Knorpel, der hieher bezogen werden könnte, vorkommt, glaube ich behaupten zu dürfen. Was Stannius (S. 82) von einem zweiten Knorpelstreif bei Sphyrna und Scoliodon erwähnt, wird beim äusseren Kiemenskelete von mir berücksichtigt werden.

Bezüglich des Vorkommens des Radienknorpels am letzten Bogen bemerke ich, dass ich bei den Notidaniden vergeblich danach suchte. Bei den Rochen fehlt er ebenfalls, wie schon Stannius anführt. Hier erklärt sich das Fehlen aus der noch weiter als bei den Haien vorgeschrittenen Umwandlung des letzten Kiemenbogens.

Digitized by Google

gewiesen und als Rudiment eines sechsten Kiemenbogens gedeutet. Ist schon die Lagerung dieses Theiles jener Deutung entgegen, so ist das Verhalten bei Spinax, am meisten bei Scyllium, entscheidend für die Auffassung des Knorpels als eines rudimentären Kiemenstrahls, oder eines aus Verschmelzung mehrerer Rudimente entstandenen Radiencomplexes.

Somit besitzt auch der letzte Kiemenbogen der Haie Radien, deren rudimentärer Zustand dem Fehlen einer Kieme entspricht.

Die Umbildung dieser Rudimente in einen langen Knorpelstreif wird mit der Verwendung in Verbindung stehen, in welche diese Theile treten.

Mit den Kiemenbogen steht noch eine andere Kategorie von knorpeligen Skelettheilen in Verbindung, welche eine zwar nur untergeordnete Bedeutung besitzen, aber doch der Vollständigkeit wegen hier zu erwähnen sind. Sie liegen als kleine Knorpelchen an der concaven Seite der Bogen und stützen Erhebungen der Haut der Schlundhöhle, die nach innen oder gegen die inneren Kiemenöffnungen zu vorspringen. Ich will diese Knorpelchen als Pharynx-Radien unterscheiden. Sie beschränken sich auf die Mittelglieder der Bogen, am häufigsten dem unteren Mittelgliede angefügt. Lockeres Bindegewebe gestattet ihnen kleine Lageveränderungen. Am schwächsten sind die Pharynx-Radien bei den Notidaniden entwickelt. Bei Heptanchus fehlen sie dem ersten und zweiten Kiemenbogen ganz und erst am dritten ist ein kurzes Stückchen bemerkbar. Der vierte trägt zwei Erhebungen, denen Knorpelchen zu Grunde liegen, und erst am fünften und sechsten Bogen sind die Erhebungen ansehnlich und zwei davon besitzen längere Knorpelstückchen als Stützen. Alle Knorpelchen sind abgeplattet und legen sich etwas an die hintere Fläche der bezüglichen Kiemenbogen an. Hexanchus hat diese Pharynx-Radien etwas weiter entwickelt. Der erste Bogen besitzt innen einen glatten Hautüberzug. Am zweiten tritt eine leichte papillenartige Falte vor, die der Stütze entbehrt. Zwei Vorsprünge trägt der dritte Bogen, aber einer wird nur von der Haut gebildet. Am vierten und fünften Bogen sind dagegen je drei mit knorpeliger Grundlage versehene Erhebungen vorhanden. Auch bei den Dornhaien sind diese Gebilde nicht ganz allgemein; Centrophorus (C. granulosus) entbehrt ihrer an den vordersten drei Kiemenbogen. Erst am vierten sitzen 3—4 von Knorpelchen gestützte schlanke Zacken an der hinteren Kante der Innenfläche des Bogens und ragen über die vorletzte innere Kiemenspalte weg.

Mit der Verbreiterung der Mittelglieder der Kiemenbogen, wie es durch die Entfaltung der Muskelgruben (s. S. 149) der Fall ist, vertheilen sich die Zacken, und damit auch ihre Knorpelstützen, auf die vordere und hintere Kante des Bogens. Sie ragen dann gegen die inneren Kiemenspalten von zwei Seiten her vor. Diess ist schon bei den Scyllien der Fall, deren Radien noch ziemlich spärlich sind. Zahlreicher werden sie bei manchen anderen Haien. Mit dem zunehmenden Alter des Thieres tritt nicht bloss eine Vergrösserung der einzelnen Radien ein, sondern auch eine Vermehrung, indem oben und unten neue, erst als blosse Hauterhebungen angedeutete hinzukommen.

In der diese Radien überkleidenden Pharynxhaut findet sich häufig ein sehr entwickelter Besatz derselben Hautzähnchen, wie sie dem äusseren Integumente zukommen und bei manchen Haien auch sonst in der Pharynxhaut verbreitet sind.

Die ganze Vorrichtung bildet in ihrem höchsten Ausbildungsgrade durch das Ineinander-

Digitized by Google

greifen der beiderseits gegen die innere Kiemenspalte vorragenden Zacken einen die Kiementaschen von der Schlundhöhle her schützenden Apparat, der das Eindringen von Ingestis verhindert.

Inwiefern die Pharyngealradien zu dem bei den Teleostiern bestehenden so mannichfach gestalteten Zahnapparate der Kiemenbogen in Beziehung stehen, habe ich nicht ermittelt.

Aeussere Kiemenbogen.

Dieser bis jetzt noch sehr wenig bekannt gewordene Theil des Kiemenskeletes wurde von Rathke*) bei einigen Haien sorgfältig beschrieben, und zwar bei Acanthias, Scyllium und einer als Squalus galeus bezeichneten Art, an deren Identität mit einer Art der Gattung Galeus ich Zweifel hege. Nach Rathke erwähnt Cuvier**) dieser Skelettheile von Scyllium und Mustelus. Sonst finde ich derselben nicht weiter gedacht, wie denn namentlich in dem grossen Werke über Anatomie der Wirbelthiere von Owen***) dieses Bogensystem als nicht existirend behandelt wird.

Das allgemeine Verhalten dieser Bogen besteht in Folgendem: Zwei Knorpelstücke, ein oberes und ein unteres, begleiten einen Kiemenbogen derart, dass das obere über dem dorsalen Endgliede des inneren Kiemenbogens beginnend, nach aussen über die beiderseitigen Kiemen tritt und dort seitlich herab gelangend in der zwischen zwei Kiementaschen befindlichen Duplicatur des Integumentes endigt. Das untere Stück beginnt gleichfalls nahe am inneren Kiemenskelete, und zwar in der Nähe der Copularia, und begiebt sich von der Muskulatur bedeckt gleichfalls nach aussen, um wieder in die erwähnte Hautfalte empor zu steigen. Diese Knorpel finden sich also auf einer Strecke ihres Weges im Septum der Kiementaschen entweder an allen kiementragenden Bogen, auch am Zungenbeinbogen vor, wie bei Centrophorus, oder sie bestehen nur an den ersten vier Kiemenbogen (bei Cestracion, Scymnus, Galeus etc.), oder sie sind nur an einigen dieser Bogen vorhanden.

Am bedeutendsten finde ich diesen Apparat bei Cestracion entwickelt, den ich desshalb genauer beschreiben will (vergl. Taf. XII, Fig. 3; Taf. XVII.

*) Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere (Riga und Dorpat 1832, S. 83).

**) Leçons, Sec. édit., T. VII. S. 307. — Cuvier bemerkt, dass er diese Bogen schon vor Rathke gefunden habe und seit 1804 kenne.

***) Die Bogen sind — wie so vieles Andere — unvereinbar mit dem von Owen entworfenen »Archetype« des Wirbelthierskeletes. In den vor längerer Zeit erschienenen Lectures of comparative Anatomy of Fishes, 1846, hatten sie ebenso wenig eine Stelle gefunden.

Digitized by Google

Fig. 3 $\beta\varrho$ u. $\beta\varrho'$). Die starken gegen ihr Ende zu verjüngten Knorpelstäbe greifen hier fast mit einem Viertel ihrer Länge über einander, auf welcher Strecke sie dicht an einander geschlossen sind. Die oberen beginnen mit einer plattenartigen Ausdehnung, mit welcher sie unter einander zu einem Längsstreifen verschmolzen sind. Mit der Wirbelsäule ergibt sich kein Zusammenhang; eher ist ein solcher mit den Kiemenbogen erkennbar, da der erwähnte Streifen mittels Bindegewebes dem dorsalen Endstücke der Bogen sich anheftet. Die unteren ($\beta\varrho$) beginnen mit einer zugespitzten Platte, die, einem Angelhaken ähnlich, nach hinten und aussen einen Fortsatz absendet (Taf. XVII, Fig. 3). Erst nach dieser Bildung legt sich der nun drehrunde Knorpelstab der bezüglichen Kieme an. An dem letzten Knorpelstabe fehlt der Haken und der Anfangstheil ist einfach plattenförmig verbreitert.

Bei den anderen untersuchten Haien erreichen sich die einem Bogen zugehörigen Stücke nicht mehr, und zwar scheinen die dorsalen die zuerst sich rückbildenden zu sein. Sehr ansehnlich sind die ventralen Stücke bei Scymnus, Galeus, Mustelus und Centrophorus. Bei Galeus (Taf. XVII, Fig. 2 $\beta\varrho$) liegen die Anfangstheile der ventralen Stücke nach vorn gekrümmt und paarweise an einander geheftet unter dem Stamme der Kiemenarterie und des Bulbus arteriosus.

Auf der ersten Strecke ihres Verlaufes nach aussen entsprechen sie keineswegs genau den bezüglichen inneren Kiemenbogen, indem sie weiter nach hinten von denselben gelagert sind. Erst längs der äusseren Kiemenspalte folgen sie gleichmässig der Richtung des Verlaufes der inneren Bogen.

Bei Centrophorus calceus (Taf. XVI, Fig. 1) sind die Anfänge der Bogen plattenartig verbreitert, bis auf den letzten, der zugespitzt beginnt. Diese Theile liegen ziemlich weit von der Medianlinie, so dass die Verbindung der beiderseitigen nicht zu Stande kommt. Die Platte des dritten und vierten Knorpels ist gabelig getheilt und an der des zweiten besteht ein Ansatz dazu. Dieser Gabeltheilung gedenkt auch Cuvier, der sie jedoch als eine allgemeine Einrichtung anzusehen scheint. Schon bei Centrophorus granulosus sind die plattenförmigen Anfangsstücke der unteren Bogen mit der Andeutung einer Theilung versehen. Spinax besitzt obere und untere Spangen am ersten bis vierten Kiemenbogen, die unteren erstrecken sich bis über die Mitte der Kiemen hinauf, die oberen sind viel schwächer und kürzer. Nicht unbedeutend sind die Spangen bei Prionodon, wo die ventralen die dorsalen nur wenig an Grösse übertreffen. Pr. melanopterus zeigt die Anfänge der ventralen Spangen in der für Cestracion angegebenen Form.

In geringerer Entwickelung bestehen die äusseren Bogen bei Hexanchus,

Digitized by Google

nur die unteren besitzen noch ein ansehnliches Volum. Weniger sind diese bei Heptanchus ausgeprägt.

Bei den Rochen sind diese Bogen vermisst worden. Ich finde aber Rudimente der ventralen Bogen bei Rhynchobatus. Sie liegen an der Verbindung der unteren Mittelglieder der Bogen mit den Copularien, und zwar bestehen jederseits vier kleine längliche Knorpelchen (Taf. XIV, Fig. 1 $\beta\rho$) für die vier ersten Kiemenbogen. Auch dem Zungenbeinbogen kommt ein solches zu, es ist grösser als die anderen und läuft in einen vorwärts und auswärts gerichteten Fortsatz aus.

Auch bei Trygon sind solch' kleine sehr ungleich entwickelte Knorpelchen vorhanden. Agassiz*) hat sie abgebildet, ohne sie zu deuten.

Ueber die Bedeutung dieser Skelettheile ist von Cuvier die Meinung geäussert worden, dass die oberen den Rippen, die unteren den Sternocostalstücken entsprächen. Es ist nicht nöthig, dieser Vergleichung mit grossem Apparate entgegen zu treten, denn sie widerlegt sich durch die oberflächliche Lagerung, wie durch den Mangel der Continuität der oberen und der unteren Stücke. Wenn aber Cuvier ferner bemerkt, dass in dem äusseren Bogensystem eine Uebereinstimmung mit dem Kiemenskelete der Petromyzonten gefunden werden könnte, so wird dem nur beizustimmen sein. Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntniss eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre, aber in der Lagerung und der Anordnung der Knorpel, besonders aber in der dorsalen Verbindung der Knorpel (bei Cestracion) ergibt sich so viel des Verwandtschaftlichen, dass in diesen äusseren Kiemenbogen der Selachier ein von einer den Selachiern und Cyclostomen gemeinsamen Stammform ererbter Theil des Skeletes gesehen werden kann. Die Veränderungen dieses Theiles sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.

Dass nur die Haie die entwickeltere Form, wenn auch nur in einigen Gattungen besitzen, während bei den meisten Rückbildungen bestehen, dass ferner bei den Rochen nur in wenigen Gattungen (Rhynchobatus, Trygon) Rudimente des Bogensystems vorkommen, indess die anderen auch dieser entbehren: diess ist wieder für die Stellung der Selachier zu den Ganoïden und Teleostiern bemerkenswerth. Indem den Selachiern eine Anzahl zuweilen sehr ansehnlicher Skelettheile zukommt, die auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Cyclostomen schliessen lassen, wird dieses Verhältniss da als ein entfernteres sich darstellen, wo von jenem Skelete keine Spur existirt. In diesem Falle sind die leben-

*) Poissons fossiles, Vol. III, Taf. *H*, Fig. 1.

Digitized by Google

den Ganoïden und Knochenfische, die also auch hierin als weiter differenzirte, von dem mit den Selachiern gemeinsamen Ausgangspunkt entfernter stehende Abtheilungen erscheinen.

2. *Zungenbeinbogen.*

Die Beziehungen dieses Bogens zur ersten Kiementasche, deren vordere Kieme stets von ihm oder von ihm zugehörigen Theilen getragen wird, hätten diesen Bogen auch in dieser Untersuchung den Kiemenbogen anreihen lassen, wenn er von den letzteren nicht durch mehrfache und bedeutungsvolle Eigenthümlichkeiten sich absonderte. Von diesen sei erstlich die constante Verbindung mit dem Cranium, zweitens die von den Kiemenbogen abweichende Art seiner Gliederung, drittens endlich das Verhältniss zu dem Kieferbogen hervorgehoben.

Aus den mannichfaltigen innerhalb der Selachier vor sich gegangenen Umformungen hebt sich der einfachste Zustand des Zungenbeinbogens bei den Notidaniden heraus. Jederseits besteht der Bogen aus zwei Stücken. Das obere, Hyomandibulare, articulirt mit dem Cranium, das untere verbindet sich mit einer Copula. Die Verbindung des Hyomandibulare mit dem ventralen oder Hyoïd-Stücke entspricht in beiden Gattungen genau der Articulation des Palato-Quadratum mit dem Unterkieferstücke. Diese beiden Theile des Kieferbogens besitzen hinten eine besonders an der Articulationsstelle deutliche Rinne, in welche der Zungenbeinbogen eine Strecke weit sich einbettet. Diese Verbindung — denn die Einlagerung ist auch von einem engeren durch straffes Bindegewebe vermittelten Zusammenhange begleitet — tritt besonders bei Heptanchus deutlich hervor. Der Bogen ist bei dieser Gattung (Tafel XV, Figur 1 *Hm hy*) schlanker und das Hyomandibularstück (*Hm*) ist verhältnissmässig länger als bei Hexanchus, dessen Cranium und Kiemenbogen schwerfälliger geformt erscheinen. Die schwächste Stelle des Bogens findet sich in beiden Gattungen an der Verbindung beider Stücke. Am stärksten ist der zur Copula tretende untere Theil.

Die Verbindung mit dem Cranium geschieht nicht durch ein wahres Gelenk, sondern durch ein starkes, aber schlaffes Band, welches unterhalb jener Stelle vom Cranium entspringt, welche ich oben (S. 39) als Articulationsfläche des Zungenbeinbogens bezeichnet habe. Das von dem Bande umfasste obere Ende des Hyomandibulare ruht in jener pfannenförmigen Fläche. In der von Heptanchus gegebenen Darstellung des Zungenbeinbogens in seinem Verhalten zum Cranium und zum Kieferbogen (Taf. XV, Fig. 1) ist das Hyomandibulare aus

Digitized by Google

der Pfanne gezogen dargestellt. Das Ligament ist mit *l* bezeichnet. In einer ähnlichen Abbildung von Hexanchus (Taf. XV, Fig. 2) ist der Zustand der Einsenkung in die Pfanne wiedergegeben. Ein zweites von dem ersteren getrenntes Band ist schmal, aber stark und verläuft vom Cranium unterhalb der Austrittsstelle des Glossopharyngeus zum Hyomandibulare herüber (Fig. 1 *l'*).

Was die Copula des Zungenbeinbogens betrifft, so stellt dieselbe bei Heptanchus (Taf. XVIII, Fig. 1 *C*) eine hinten breitere, vor der Verbindungsstelle mit dem Bogen sich verschmälernde, aber hier dickere Platte vor. Die Bogenenden (*hg*) fügen sich so an dieselbe an, dass der breitere Theil der Platte die Verbindungsstelle etwas nach hinten überragt und noch die Copularia des ersten Kiemenbogens sich anlagern lässt. Der Vordertheil der Platte zieht sich in einen ansehnlichen Fortsatz aus.

Einfacher ist das Verhalten von Hexanchus (Fig. 2), an dessen massiver Copula die Querdimension vorwaltet. Der vordere Fortsatz fehlt aber auch hier nicht.

An keinem der beiden Stücke des Bogens sind besondere Sculpturen ausgeprägt, das obere ist im Wesentlichen drehrund, das untere bei Heptanchus an seinem ersten Dritttheile etwas verbreitert.

Aus der Vergleichung der Volumsverhältnisse des Zungenbeinbogens mit jenen des Kieferbogens, sowie aus den Lagerungsbeziehungen beider zu einander ergibt sich, dass im Zungenbeinbogen der Notidaniden keine Stütze für den Kieferbogen gefunden werden kann. Will man eine Stützbeziehung beider zu einander ausdrücken, so wird man viel eher sagen müssen, dass der Kieferbogen den Bogen des Zungenbeins trägt. Die Vergleichung der massiven und mehrfach mit dem Cranium verbundenen Kieferstücke mit dem schlanken Zungenbeinbogen setzt dieses Verhältniss ins rechte Licht.

Die übrigen Haie sind bezüglich des Zungenbeinbogens aus jenem einfacheren Verhalten herausgetreten. Die grössere Differenzirung des oberen und unteren Stückes ist augenfällig geworden. Das Hyomandibulare erscheint als ein massiver kurzer, aber breiter Knorpel, welcher durch Fortsätze ausgezeichnet ist. Die Schädelverbindung geschieht mittels einer quergestellten Gelenkfläche, die gleichfalls von der Bandinsertion eingenommen wird. Vor der Anfügestelle tritt noch ein besonderes Ligament vom Schädel zum Hyomandibulare herab (Taf. XI, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 2 *l*), an letzterem sich befestigend. Durch die zwischen dem Bande und dem Hyomandibulare befindliche Spalte tritt der Nervus facialis hindurch, um dicht am Schädel verlaufend zur hinteren Fläche des Zungenbeinbogens zu gelangen. Das von Mustelus und Galeus abgebildete Ligament verhindert Deviationen des Hyomandibulare, während es Bewegungen in

Digitized by Google

der Gelenkgrube gestattet. Das untere Ende des Knorpels bildet (besonders bei Scymnus sehr verdickt) mit einer nach vorn gerichteten Protuberanz eine complicirte Verbindung mit dem Unterkiefer. Sie ruht auf einem vom Unterkiefer gebildeten Vorsprunge (Sustentaculum), während der obere Theil der Protuberanz in eine grubenförmige Vertiefung des Palato-Quadratum eingreift. Der nach hinten gerichtete untere Theil verbindet sich mit dem unteren Stücke (*hy*) des Bogens mittels einer etwas vertieften Fläche. Auch diese Verbindung entbehrt einer Gelenkhöhle, wenigstens bei Acanthias, Scymnus, Mustelus. Ein Band tritt von einer Knorpelfläche zur anderen. Dieses schlaffe Band wird verstärkt durch zwei starke sehnig glänzende Ligamente, welche als vorderes und hinteres unterschieden werden können. Das vordere Band entspringt meist breit von der lateralen Endfläche des Hyomandibulare. Es verläuft über dem vom Unterkiefer gebildeten Fortsatz herab zur vorderen Fläche des unteren Bogenstückes, wo es sich längs des oberen Randes befestigt. Meist ist es eine ziemliche Strecke längs des Hyoïdstückes verfolgbar. Bei Acanthias reicht es bis nahe an die Copula. Das zweite oder hintere Band entspringt am Hinterrande des Hyomandibulare und zieht sich schräg nach aussen und abwärts zu einem nach hinten gerichteten Vorsprunge des unteren Stückes (Mustelus). Beide Bänder fungiren als Hemmungsbänder bei einer starken Axendrehung des Hyomandibulare, sie werden gespannt, wenn man das Hyomandibulare so zu drehen versucht, dass die seitliche Fläche sich nach hinten wendet. In dieser Richtung gestatten sie nur geringe Excursionsgrade.

Dem vorderen der beiden Bänder kommt noch eine andere Beziehung zu. Indem es von seiner Ursprungsstelle sich abwärts begibt, tritt es zwischen Unterkiefer und das Articulationsende des unteren Hyoïdstückes und lagert dabei auf das erwähnte vom Unterkieferknorpel ausgehende Sustentaculum. Da das Band von da an zum unteren Stücke im Winkel umbiegt, stützt sich der Hyoïdknorpel mittels desselben auf das Sustentaculum. Es bildet gewissermassen die Gelenkfläche für diese Verbindung und repräsentirt seiner Wölbung wegen einen Gelenkkopf, für den das Sustentaculum die Pfanne bietet. Endlich bestehen noch Verbindungen mit dem Unterkieferknorpel mittels Ligamente. Einmal findet sich als Fortsetzung des hinteren Bandes ein solches vom unteren Zungenbeinstück zur hinteren inneren Fläche des Unterkiefers. Es ist an derselben nahe an lateralen Rande befestigt (äusseres Hyomandibularband). Ein zweites Band verläuft von einem breiten medialen Vorsprunge des Hyomandibularstückes zum medialen Rande des Sustentaculums, in zwei starke Stränge gesondert (inneres Hyomandibularband). Der hintere Strang derselben kreuzt sich mit dem vorderen Seitenbande, verläuft über einen Theil der Fläche des Sustentaculum und

Digitized by Google

bildet eine Unterlage für einen Gelenkkopf des Hyomandibulare, welches dadurch von dem Sustentaculum geschieden ist. Letzteres trägt also unmittelbar keinen Theil des Hyomandibulare, da dasselbe vom Unterkiefer durch dazwischen verlaufende Bänder getrennt wird. Diese verhalten sich wie Kreuzbänder. Vorn und aussen bildet das vordere Seitenband des Zungenbeinbogens die obere Articulationsfläche, und hinter demselben, etwas medial, lagert sich das innere Hyomandibularband zwischen die bezüglichen Skeletheile ein.

In dem beschriebenen Falle ist also keine unmittelbare Gelenkverbindung zwischen dem Hyomandibular-Knorpel und dem Unterkiefer vorhanden. Ein die Zungenbeinknorpel theils unter sich, theils mit dem Unterkiefer verbindender Apparat von Ligamenten schiebt sich zwischen das vom Unterkiefer ausgehende Sustentaculum und das Hyomandibulare ein, dessen gelenkkopfartige Vorsprünge auf den Bandapparat zu liegen kommen. Dieses Verhalten finde ich bei Mustelus, ähnlich auch bei Scyllium.

Eine Modification dieser Verbindungsform bietet Acanthias dar. Das vordere Seitenband der Hyoïdknorpel bildet an seinem Ursprunge eine ansehnlichere Masse, welche beim Verlauf nach unten und innen den bezüglichen Fortsatz des Hyomandibulare überdeckt. Mit dieser Bandüberlagerung richtet sich das Hyomandibulare gegen das Sustentaculum, ist aber durch eine neue Vorrichtung davon getrennt. Das innere Hyomandibularband sendet nämlich einen breiten, theilweise faserknorpeligen Fortsatz auf das Sustentaculum, und dieser verhält sich wie der Zwischenknorpel eines Gelenkes. Er tritt unter den von dem vorerwähnten Bande überlagerten und theilweise auch von ihm gebildeten Vorsprung und stellt für denselben eine Pfanne dar. Diese ist verschiebbar, denn sie lagert auf der planen, glatten Fläche des Sustentaculum. Von der bei Mustelus beschriebenen Einrichtung ist die von Acanthias durch die Bildung eines nicht mehr unmittelbar den Bändern angehörigen Theiles unterschieden. Es ist ein Theil eines Bandes in einen Fortsatz umgewandelt, der wie ein Interarticularknorpel fungirt. Durch ihn wird das den vorderen Fortsatz des Hyomandibulare überkleidende äussere Seitenband von der directen Auflagerung auf das Sustentaculum ausgeschlossen.

Weitergebildet trifft sich diese Einrichtung bei Galeus. Der bei Acanthias mehr bindegewebige, nur theilweise faserknorpelige Fortsatz des inneren Hyomandibularbandes ist am Kopfskelet des grossen Galeus, nicht aber bei Galeus canis, der sich mehr an Mustelus anreiht, durch einen reinen Zwischenknorpel repräsentirt. Die Verbindung mit dem Unterkiefer ist eine vollkommene Articulation, und in die Gelenkhöhle lagert sich der Zwischenknorpel,

Digitized by Google

am freien Rande an ein Kapselband befestigt. Das Sustentaculum richtet seine Gelenkfläche nach hinten. Die bezügliche Gelenkfläche des Hyomandibulare sieht nach vorn, und der Zwischenknorpel besitzt demgemäss eine mehr senkrechte Stellung. Sein hinterer, unterer Rand ist der stärkste, er sieht gegen das untere Hyoïdstück, welches sich gleichfalls mit ihm verbindet.

Wenn wir diese Gelenkeinrichtungen aus einander ableiten konnten, von Mustelus jene von Acanthias, von Acanthias jene von Galeus, so können wir die erst erwähnte wieder auf den niederen, weil indifferenten Zustand zurückführen, der bei den Notidaniden besteht. Da sich bei diesen schon dieselben Bänder vorfinden, bestehen bereits die Bedingungen für die Ausbildung der Gelenkform von Mustelus, an welche die anderen angeschlossen werden konnten. Es ist also wesentlich die Entwickelung von Fortsätzen an den Knorpelstücken, durch welche jene neuen Einrichtungen entstehen, und diese Fortsätze haben so sich gebildet, dass die Verbindungsbänder in den Dienst der Articulation mit eingezogen sind.

Eine andere Art der Verbindung besitzt Scymnus und Cestracion.

Was zuerst Scymnus betrifft, so lehnt sich hier der Hyomandibularknorpel (Taf. XI, Fig. 1 *Hm*) mit einer vorderen glatten Gelenkfläche seines unteren Endes gegen die schräg stehende Fläche eines wenig vorspringenden Sustentaculum. Von dem medialen Rande derselben, theilweise auch von der gegen das Hyomandibulare stossenden Fläche entspringt das starke Hyomandibularband. Ausser diesem besitzt kein Ligament eine Beziehung zu den gegen einander gerichteten Knorpelflächen. Bei Cestracion sendet der massive Hyomandibular-Knorpel einen breiten vorderen Fortsatz aus, dessen untere schwach gewölbte Fläche auf das gleichfalls breite Sustentaculum (Taf. IX, Fig. 4 *su*) sich lagert. Ein Zwischenknorpel fehlt, und ebenso wenig treten Ligamente auf die Verbindungsflächen über. Es besteht wohl kaum ein Zweifel daran, dass dieser und der bei Scymnus angegebene Zustand von einem der vorbeschriebenen nicht abgeleitet werden kann; man müsste denn annehmen, dass der Zwischenknorpel oder das Zwischenband sich rückgebildet hätte, wofür kein Grund besteht. Es sind dieselben Bänder wie bei Mustelus vorhanden, aber mit mehrfachen, durch die Gestalt der bezüglichen Knorpel bedingten Modificationen, aus denen verständlich wird, dass eine directe Betheiligung der Bänder an der Gelenkbildung ausgeschlossen bleiben musste. Daher knüpft sich Scymnus und Cestracion auch nicht an Mustelus an, dessen Bandapparat hoch differenzirt ist, sondern sie werden wieder mit einem Zustande, ähnlich wie er bei den Notidaniden besteht, in Verbindung gebracht werden müssen.

Die in den Reihen der Haifische allmählich sich ausprägende Verbindung

Digitized by Google

des Hyomandibulare mit dem Unterkiefer führt zur Sonderung von zwei Gelenkstellen am unteren Ende des Knorpels. Die eine davon ist die ursprüngliche Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Bogens, die andere vermittelt die Articulation mit dem Unterkiefer. Die Lagerung beider Gelenkstellen zu einander ist eine wechselnde, aber meist liegt die mandibulare Gelenkfläche etwas tiefer als jene für das untere Zungenbeinstück. Das letztere kann demnach in diesen Fällen als höher am Hyomandibulare angefügt betrachtet werden, wenn man den zum Unterkiefer tretenden Fortsatz (Mandibularfortsatz) als das untere Ende des Skelettheiles gelten lässt.

Durch diese Anschauungsweise gelangt man zur Verknüpfung des bei den Rochen scheinbar sehr abweichenden Verhaltens des Zungenbeins mit jenem der Haifische. Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrösserung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoïdstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maasse emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstücke gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat.

Wenden wir uns zur speciellen Prüfung dieser Verhältnisse bei den Rochen, so tritt uns unter allen bei Torpedo der nächste Anschluss an die Haie entgegen. Das breite Hyomandibulare (Taf. XIII, Fig. 3 *Hm*) stellt eine gegen den Unterkiefer in einen langen Fortsatz *p* ausgezogene Knorpelplatte vor. Am vorderen Rande beginnt ein anderer Fortsatz, der in mediane Richtung tritt. Der obere Theil des hinteren Randes ist convex und läuft gegen den Mandibularfortsatz in eine sanfte Einbuchtung aus. An der Stelle der stärksten Convexität dieses Hinterrandes befestigt sich der einem Kiemenbogen gleich gestaltete untere Abschnitt des Zungenbeinbogens. Wenn wir diese Verbindungsstelle der zwei Abschnitte des Zungenbeinbogens als die ursprüngliche annehmen — und für die Annahme einer Veränderung der Stelle würde die Erklärung uns fehlen *), — so lehrt die Vergleichung mit den Haien, dass die Eigenthümlichkeit des Hyomandibulare bei Torpedo ausser der Verbreiterung in der Ausbildung des Mandibularfortsatzes beruht. Als Körper des Hyomandibulare werden wir also den medial von der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen

*) Die Annahme eines Emporrückens als einer absoluten Ortsveränderung kann hier wie auch in ähnlichen Fällen keine Geltung haben, wenn nicht der bewegende Factor nachgewiesen werden kann. Die vergleichende Anatomie kann sich nicht genug hüten, solchen Vorstellungen von mechanischen Ortsveränderungen Zutritt zu lassen. Wenn ich oben jene Bezeichnung angewendet habe, so verstehe ich darunter eine relative Veränderung in der Reihe der Formzustände.

Digitized by Google

breiten Abschnitt des gesammten Knorpelstückes nehmen, den lateral davon befindlichen Theil dagegen als Mandibularfortsatz auffassen.

Die bedeutende Ausdehnung dieses Fortsatzes erklärt die weit von seinem Ende gelegene Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Zungenbeinbogens. Relativ noch bedeutender ist der Fortsatz bei Narcine entwickelt, indem das untere Stück seinem Hinterrande ganz dicht an der Verbindung mit dem Schädel angefügt ist. Der Fortsatz wird also hier fast von dem ganzen Hyomandibularstück repräsentirt, von welchem der bei den Haien ausgebildete Theil in dem Maasse sich rückbildet, als der Fortsatz sich vergrössert. Wenn wir so den Fortsatz zu einer grösseren Bedeutung gelangen sehen, ist es nothwendig, dabei nicht zu übersehen, dass er immer zum Hyomandibulare gehört, dass er aus einer Differenzirung des Hyomandibulare hervorgeht, welches Stück zwar dadurch formell verändert wird, aber doch damit nicht aufhört, dieser Skelettheil zu sein. Mit dieser Differenzirung ändert die Verbindungsstelle des unteren Zungenbeinstückes ihre Lage, sie rückt näher an den Schädel empor.

Es bedarf dann noch eines Schrittes zur gänzlichen Ablösung des unteren Bogenstückes vom Hyomandibulare. Sie ist bei den übrigen Rochen vollzogen. Das Hyomandibulare behält dann nur noch die Beziehungen zum Unterkiefer, wird zum Träger des Kieferapparates, zum Kieferstiel, und das untere Bogenstück schliesst sich den Kiemenbogen an. Es ist dann entweder noch am Cranium befestigt, wie bei Rhynchobatus, Trygon (Taf. XIV, Fig. 3 *hg*) und Myliobatis *), oder es ist frei geworden, wie bei Raja. In beiden Fällen bieten sich an ihm mit den Kiemenbogen übereinstimmende Verhältnise dar.

Der einfache Zungenbeinbogen der Notidaniden löst sich also bei den Rochen in zwei bedeutend ungleichwerthige Abschnitte auf. Das obere Stück bildet die bei den Notidaniden noch gar nicht bestehenden, somit erst innerhalb der Haie erlangten Beziehungen zum Unterkiefer aus. Das untere Stück trennt sich vom oberen, dessen Fortsetzung es bildete, und wird zu einem Kiemenbogen.

Beide Theile erfordern zufolge dieses Trennungsvorganges eine gesonderte Betrachtung, da für jeden von ihnen neue, sein Verhalten modificirende und umgestaltende Beziehungen entstehen.

Was das Hyomandibulare der Rochen betrifft, so ist sein Gelenktheil am Cranium meist in mehrfache kleinere Gelenkköpfe gesondert. Die Articulation

*) Die Ablösung vom Hyomandibularstück ist auch in diesen Fällen keine ganz vollständige, denn es besteht immer noch eine Ligamentverbindung, die sogar noch bei Raja nachgewiesen werden kann. Bei Rhynchobatus und Pristis finde ich zwischen dem am Cranium befestigten Theile des unteren Zungenbeinstückes eine Articulation gegen das Hyomandibulare dicht am Cranium.

Digitized by Google

bildet ein wahres Gelenk, dem die bei den Haien bestehenden Bänder äusserlich angelagert sind. Die Sonderung der Gelenkflächen entspricht den am Cranium beschriebenen (S. 41) Pfannenbildungen, so dass hierauf nicht mehr eingegangen zu werden braucht. Die Veränderungen des Hyomandibulare der Rochen bestehen vorwiegend in einer allgemeinen Verlängerung. Die oben erwähnte breite Form zeichnet nur Torpedo aus, und schon bei Narcine ist die Gestalt mehr jener von Rhynchobatus und Pristis (Taf. XIII, Fig. 2 *Hm*) ähnlich. Schlanker ist sie bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1 *Hm*), wobei der laterale Theil bedeutender ausgezogen ist und wieder an den Mandibularfortsatz von Torpedo erinnert. Auf der oberen Fläche erhebt sich bei Pristis eine abgerundete Kante, die zur Oberflächenvergrösserung verwendet wird, da derselbe Hebemuskel auf ihr inserirt, der den grössten Theil der übrigen oberen Fläche einnimmt. Die Kante ist bei Rhynchobatus in eine starke Leiste ausgebildet, die sich in der Mitte ihrer Länge in einen ansehnlichen Fortsatz erhebt. Dieser Fortsatz (Tafel XIII, Fig. 1) ist bei Raja vorwiegend entwickelt. Er liegt am medialen Drittheile der Länge des Stückes. Als eine dünne etwas gekrümmte Knorpelspange erscheint das Hyomandibulare bei Trygon (Taf. XIII, Fig. 2; Taf. XIV, Fig. 3 *Hm*) und Myliobatis (Taf. IX, Fig. 6 *Hm*). Die bei den Haifischen sich ausbildende Articulation mit dem Unterkiefer besteht bei den Rochen in einer einfachen Bandverbindung fort, so dass der complicirte Apparat vieler Haie nur durch ein Ligament vertreten ist, welches sich vom Ende des Hyomandibulare zu einem unansehnlichen, aber dem Sustentaculum der Haie homologen Fortsatze des Unterkiefers erstreckt.

In die bei den Selachiern nachweisbare Reihe von Veränderungen, welche das Hyomandibulare durch Bildung seines Mandibularfortsatzes erleidet, fügt sich das die Ganoïden und Teleostier charakterisirende Verhalten des Zungenbeinbogens ein. Der genannte Fortsatz tritt vom Hyomandibularstücke an ganz übereinstimmender Stelle ab, gelangt aber nicht zum Unterkiefer, sondern wird (die Störe ausgenommen) hinter dem Palato-Quadrat-Knorpel gelagert dem auf dem hintersten Abschnitte des letzteren sich bildenden Knochen — dem Quadratum — verbunden und theilweise von ihm umschlossen gefunden. Das Hyomandibulare und sein Fortsatz ossificiren selbständig und stellen dann zwei ursprünglich durch einen continuirlichen Knorpel repräsentirte Knochen dar, von denen der aus dem Fortsatz gebildete das Symplecticum Cuvier's vorstellt. In dem beigegebenen Holzschnitte habe ich dieses Verhalten in Fig. *D* dargestellt. Der untere Abschnitt des Zungenbeinbogens (*hy*) fügt sich dann zwischen Symplecticum (*p*) und Hyomandibulare (*Hm*) an, also an der Gränze zwischen Hyomandibulare

Digitized by Google

und dessen Kieferfortsatz, an einer ähnlichen Stelle, wo wir unter den Rochen bei Torpedo die Verbindung antrafen. Da aber ein nicht unbeträchtlicher Theil des Hyomandibulare, selbst nach Abzug des zum Symplecticum verwendeten Fortsatzes, die zwischen Zungenbeinbogen und erstem Kiemenbogen gelegene Spalte begränzen hilft, erscheint die Sonderung des Zungenbeinbogens nicht so weit wie bei den Rochen, selbst nicht so weit wie bei Torpedo gediehen, wenn auch das untere Stück schon eine ähnliche Art der Gliederung wie bei den Rochen besitzt. Die Bildung zweier Knochen aus dem knorpeligen Hyomandibulare der Teleostier beweist die Unvollständigkeit der Homologie des Hyomandibulare der Selachier mit dem knöchernen Hyomandibulare der Teleostier.

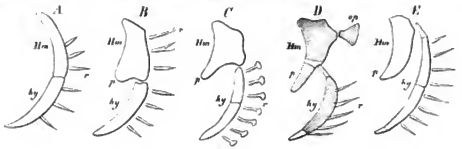


Fig. 1.

In den Figuren des nebenstehenden Holzschnittes sind diese Beziehungen übersichtlich dargestellt. *A* entspricht dem Befunde des Zungenbeinbogens bei den Notidaniden. *B* bei den übrigen Haien. *C* repräsentirt das schematische Verhalten von Torpedo und *E* das der meisten übrigen Rochen. Mit Bezug auf die Verbindung des Hyoidstückes mit dem primitiven Hyomandibulare reihen sich also die Verhältnisse der Teleostier (*D*) in die bei den Rochen (*C E*) gegebenen Zustände ein. Während jedoch jene Verbindung bei den Teleostiern noch dem unteren Ende des primitiven Hyomandibulare bei der geringen Ausbildung des dem Symplecticum entsprechenden Fortsatzes *p*, näher bleibt, ist sie bei den Rochen entweder dem oberen Ende näher oder ganz vom Hyomandibulare abgetreten.

Die Ablösung des unteren Stückes vom Hyomandibulare und der damit verbundene engere Anschluss an den Kiemenapparat, wirken differenzirend auf jenen Skelettheil. Indem es in die Reihe der Kiemenbogen tritt, geht es eine diesen entsprechende Gliederung ein. Bei allen Haien bildet es nur ein einziges Skeletstück, welches durch seine Anlagerung an die Innenfläche des Unterkiefers keine grössere Beweglichkeit empfing, bei den Rochen dagegen in zwei Abschnitte getheilt wird. Sie entsprechen den beiden Mittelstücken der Kiemenbogen, denen sie gleichmässig angereiht sind. Diese Sonderung besitzen alle

Digitized by Google

Rochen. Sie gibt sich als eine Anpassung zu erkennen, der zufolge das genannte Stück bei seiner allmählich höher emporrückenden Hyomandibularverbindung und der damit verbundenen Trennung vom Unterkiefer nicht mehr mit diesem, sondern mit den Kiemenbogen sich bewegt. Functionell gehörte es diesen ohnehin schon zu, insofern es einen Theil der Kieme des Zungenbeinbogens trug. Diese musste allmählich ganz auf das untere Stück verlegt werden, sobald dasselbe seine Verbindung mit dem Hyomandibulare durch die Ausbildung des Mandibularfortsatzes höher hinauf gerückt bekam.

Ich leite also die Trennung des unteren Hyoïdstückes in zwei Stücke von der Bewegung der Kiemenbogen ab, an denen das Stück theilnehmen muss, und betrachte die bestehende Articulation jener beiden Stücke als das Ergebniss des Anschlusses an die Kiemenbogen. Bei Torpedo sind die beiden Stücke die einzigen. Nareine scheint das obere Stück nochmals getheilt zu besitzen *). Bei Rhynchobatus und Raja (Taf. XIV, Fig. 6) ist dem Ende des oberen noch ein kleines Knorpelchen angefügt, welches bei Pristis (Taf. XIV, Fig. 2) ansehnlicher erscheint. Diese Knorpelchen müssen mit dem Stadium auftreten, in welchem das obere Stück auch an seiner Befestigungsstelle in gleiche Reihe mit den Kiemenbogen tritt.

Diese Veränderung ruft jedoch noch keineswegs eine völlige Gleichartigkeit hervor, denn es bleiben dem genannten Hyoïdstücke immer noch manche Besonderheiten, die es von den Kiemenbogen unterscheiden lassen, und damit beurkunden, dass es zuvor in einem anderen Verhalten sich befand. Hieher gehört z. B. der Mangel der Muskelgruben, welcher das kiemenbogenartige Hyoïdstück der Rochen von den ächten Kiemenbogen auszeichnet (Taf. XIV, Fig. 6).

Es ist interessant zu sehen, wie ein in neue Verhältnisse gelangender Skelettheil die Einrichtungen der schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt, nachdem er ihnen functionell zugetheilt ward. Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise wie den Haien zu. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachier-Stammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäss als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen.

Sie ist also eine neue, gegenüber der früher erworbenen, auf alle Selachier vererbten Gliederung der Kiemenbogen. Durch die neue Gliederung des unteren Zungenbeinstückes verdunkelt sich die Homologie mit dem entsprechenden

*) Vergl. Henle, op. cit. Taf. IV, Fig. 1, S. T.

Digitized by Google

Theile der Kiemenbogen. Die mit dem Emporrücken der Hyomandibularverbindung erfolgte Ausdehnung nach oben hatte hiefür vorbereitet. Das untere Stück des Zungenbeinbogens der Haie konnte dem ventralen Segmente eines Kiemenbogens für homodynam erklärt werden, genau genommen dem unteren Mittelstücke und dem damit verbundenen Copulare. Wenn jener untere Theil des Zungenbeinbogens der Haifische demselben Stücke entspricht, das wir bei den Rochen in seiner Ablösung vom Hyomandibulare verfolgten, so ist gewiss, dass auch die den Gliedern eines Kiemenbogens sich ähnlich verhaltenden Producte dieses Stückes in ihrer Summe dem genannten Skelettheile der Haie homolog gelten müssen. Diese Homologie wird trotz des durch Assimilirung entstandenen Scheines einer Homodynamie mit einem Kiemenbogen aufrecht zu erhalten sein. Die Homodynamie ist in der That nur eine scheinbare. Man wird zu ihrer Behauptung verleitet sein, wenn man die Kiemenbogen unter sich vergleicht und das Hyomandibulare ausser Betracht lässt, man wird sie aber aufgeben, sobald man vom Hyomandibulare, überhaupt vom Zungenbeinbogen seinen Ausgang nimmt. Aus diesem Falle geht die Unzuverlässigkeit der Vergleichung auf Grund der serialen Homologieen oder Homodynamieen hervor, bei welchen der Factor der Assimilirung ungleichartiger Theile selten mit in Rechnung gezogen werden kann.

Die beiderseitigen Hälften des Zungenbeinbogens sind durch eine mediane Copula ventral verbunden. Diese ragt bei den Haien mit ihrer Weichtheilbekleidung in die Mundhöhle vor und repräsentirt damit die Zunge. Ihre obere Fläche ist meist eben, die untere Fläche besitzt Vorsprünge, die zu Muskelinsertionen dienen.

Die beiden bei den Notidaniden beschriebenen Formen der Copula finden sich bei den übrigen Haien wieder. Die bei Heptanchus bestehende Form treffen wir bei Squatina (Taf. XIX, Fig. 1 *C*). Der vordere Medianfortsatz ist hier sehr ansehnlich und von der die Bogen aufnehmenden Platte abgesetzt. Daran reiht sich Cestracion, dessen dicke Copula (Taf. XIX, Fig. 3 *C*) fast würfelförmig gestaltet ist, aber wieder den vorderen Fortsatz besitzt. Bei Scymnus (Fig. 2) ist die Copula breiter und entbehrt der Verlängerung nach vorn. Diese Gestalt schliesst sich mehr an Hexanchus (Taf. XVIII, Fig. 2 *C*) an. Der des letzteren ist auch die Copula von Acanthias (Taf. XVIII, Fig. 3) ähnlich, nur ist sie minder breit. Noch breiter, aber schmäler, und mit vorderem convexem und hinterem concavem Rande ist die Copula von Centrophorus (Taf. XVI, Fig. 1 *C*), sowie jene von Spinax (Taf. XVIII, Fig. 6 *C*). Aehnliche Formen besitzen die Scyllien und Galeus. In beiden ist die Copula bedeutend nach vorn ausgedehnt und gegen den convexen Vorderrand verdünnt. Bei Scyllium catulus (Taf. XVIII, Fig. 4 *C*) finde ich sie von einem Loche durchsetzt. Während Galeus sich mehr

Digitized by Google

an Spinax anschliesst, kommt die Copulaform der Scyllien mehr mit jener von Prionodon (Taf. XVIII, Fig. 5) überein, bei welchem die Copula jederseits einen die Hyoïd-Articulation nach hinten überragenden Fortsatz aussendet, gegen welchen der erste Kiemenbogen sich anlegt.

Die bei den Dornhaien bogenförmigen Copulae bilden Uebergangsformen zu der Copula der Rochen. Am stärksten ist die Bogenform bei Trygon pastinaca ausgesprochen (Taf. XIV, Fig. 3 *C*). Die dünne, schwache Copula ist hufeisenförmig gestaltet, mit ihrem hinteren Ende das branchiale Hyoïdstück aufnehmend. Fast in zwei seitliche Hälften getheilt findet sie sich bei Trygon tuberculatus (Taf. XI, Fig. 4 *C*), wo die mediane Verbindung nur von ganz geringer Breite vorkommt. Bei Raja erscheint sie zu einem flachen Bogen von geringer Dicke, aber von ansehnlicher Breite ausgedehnt (Taf. XVIII, Fig. 1 *C*). Die lateralen Enden sind nur wenig stärker als der Bogen selbst und laufen in eine nach hinten gerichtete Spitze aus, deren Anfang durch einen leichten Vorsprung vom Körper des bogenförmigen Abschnittes abgesetzt ist. Wenn man diese Form mit der von Trygon in Zusammenhang bringt, so wird man bei letzterem nicht einfach den hufeisenförmig gestalteten Bogen in die gestreckte Form übergegangen sich vorstellen dürfen. Es ist vielmehr eine Ausdehnung des Mittelstückes des Bogens und eine Verkürzung der seitlichen Schenkel, welche zu der Form bei Raja führt. Das wird durch die Vergleichung mit Pristis (Taf. XIV, Fig. 2 *C*) bestätigt. Die Copula besteht hier aus einem schmalen queren mittleren Theile und zwei im Winkel stehenden Seitentheilen. Die letzteren senden einen kurzen Fortsatz nach vorn und seitlich ab und verlängern sich bedeutender nach hinten, wo sie mit den Bogentheilen in Verbindung stehen. Diese hintere Verlängerung entspricht demnach den seitlichen ansehnlichen Schenkeln der Copula von Trygon, deren hinteres Ende gleichfalls die bezüglichen Bogenstücke aufnimmt.

Durch Pristis ist das Verhalten bei Rhynchobatus (Taf. XIV, Fig. 1 *C*) mit dem von Trygon zu verbinden. Der mittlere Theil der Copula erscheint als eine dünne quer vor den Copularien des zweiten Kiemenbogens gelagerte Knorpelspange. Die lateralen Enden sind plattenförmig verbreitert mit nur kleinen vorderen Fortsätzen versehen. Auch der hintere zu dem branchialen Hyoïdbogen tretende Fortsatz ist unansehnlich. Der bei Pristis aus den Seitenschenkeln von Trygon ableitbare laterale Theil der Copula ist also hier noch mehr verkürzt. Daraus entspringt ein Anschluss an Raja, wo die seitlichen Theile fast rudimentär erscheinen. Somit lassen die so verschiedenen Formen der Copulae des Zungenbeines der Rochen sich sämmtlich unter einander in Zusammenhang bringen. Ebenso sind sie von einer Stammform ableitbar, die

Digitized by Google

einer in die Quere ausgedehnten Form, wie wir sie schon bei Haien fanden, entsprochen haben muss. Die Ausdehnung in die Quere verbindet sich mit einer schlankeren Gestaltung der Copula, die an die Stelle der bei Haien gedrungenen und massiven Form getreten ist. Damit muss auch der Werth der Function als Stütz- und Verbindungsstück des Zungenbeinbogens gemindert werden, und dieses Verhalten schliesst mit einer gänzlichen Rückbildung der Copula ab. Bei Torpedo ist die Copula verschwunden.

Radien des Zungenbeinbogens.

Der Zungenbeinbogen ist den Kiemenbogen ähnlich mit Radien besetzt. Sie finden sich am oberen wie am unteren Stücke und stützen die kiementragende vordere Wand der ersten Kiementasche. Wie der sie tragende Bogen von den Kiemenbogen verschieden war, so sind auch die Radien beider verschieden, und zwar vornehmlich dadurch, dass eine Anzahl von Radien des Zungenbeinbogens an der Basis verbreiterte Platten vorstellt, die sich in terminaler Richtung verzweigen. Bei den Notidaniden besitzt Hexanchus (Taf. XI, Fig. 2 *hr*) die obersten und untersten Radien einfach. Die näher gegen die Mitte aufgereihten sind terminal gabelig getheilt, oder es kommen zwischen den Enden der längeren noch kürzere vor. Heptanchus verhält sich ähnlich (Taf. XI, Fig. 1 *hr*), doch sind die gabeltheiligen Radien häufiger, und die bei Hexanchus der Mitte des Zungenbeinbogens angehefteten Radien sind auf den Kieferbogen gerückt, theils am Palato-Quadratum, theils am Unterkiefer befestigt. Diese dem Zungenbeinbogen entfremdeten Radien reihen sich aufwärts und abwärts ganz continuirlich an jene, welche noch dem Hyoïdbogen ansitzen, wie auch von ihnen aus eine dünne Membran zum Hyoïdbogen hin verfolgt werden kann. Die Befestigungsstelle der Radien liegt aber am Kieferbogen. Diese Ortsveränderung eines Theiles der Hyoïd-Radien bei Heptanchus erklärt sich aus den Beziehungen des Zungenbeinbogens zum Kieferbogen. Der Hyoïdbogen ist durch die bedeutendere laterale Ausdehnung des Hinter-Randes des Kieferbogens tiefer nach innen gerückt. Er wird bei seiner schlanken Form hinterwärts vom Kieferbogen nicht unbedeutend überragt. Der Kieferbogen tritt damit eine Strecke weit in die Begränzung der ersten Kiementasche ein. Diesem Zustand entsprechen die vom Hyoïdbogen abgelösten Radien, indem sie sich demselben durch ihren Uebergang auf den die Kiementasche begränzenden, somit einen Theil der vorderen Kieme tragenden Abschnitt des Kieferbogens anpassten.

Bei den anderen Haien erhält sich die Verbindung der Radien mit dem Hyoïdbogen und der Kieferbogen trägt nicht mehr zur Begränzung der ersten

Kiementasche bei. Das obere Gliedstück trägt meist eine geringere Radienzahl als das untere, und darin spricht sich der Beginn einer Differenzirung beider Stücke aus. Einfache Radien kommen mit getheilten vor, und die letzteren sind wieder verschieden nach der Zahl der Gabelungen. Zahlreich sind die getheilten Stücke bei Mustelus und Galeus, spärlicher bei Acanthias und Scymnus. Die unmittelbar auf die Verbindungsstelle beider Glieder folgende Strecke des Hyoïdbogens entbehrt der Radien, ganz entgegen gesetzt dem Verhalten der Kiemenbogen, die dort den Mittelstrahl tragen. Dieses Verhältniss wird compensirt durch die benachbarten Radien. Der unterste Radius des oberen und der oberste des unteren Gliedes sind nämlich derart modificirt, dass sie eine breite, in viele Fortsätze auslaufende Platte vorstellen. Terminal sind diese Radienplatten mit den gegen einander gerichteten Rändern ligamentös verbunden. Ob die Radienplatte aus Verschmelzung mehrerer Radien oder durch Differenzirung eines einzigen entstand, will ich hier nicht besprechen, und nur anführen, dass mehr Gründe für die zweite Annahme bestehen. Bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *hr'*) und Scymnus (Taf. XI, Fig. 1 *hr*) kommt nur die obere Radienplatte vor. Squatina besitzt sie einfacher mit Spuren einer terminalen Viertheilung. Zwei bis drei einzelne Radien sitzen über ihr. Sehr ansehnlich ist sie bei Scymnus, wo sie den einzigen Radius am oberen Hyoïdstücke vorstellt. Unter der Platte folgt ein einzelner, frei liegender schmaler Radius (*hr*), der als Rudiment eines Mittelstrahls sich kundgibt, da der unter ihm liegende vom unteren Hyoïdstücke ausgeht und eine mehr getheilte Platte bildet (*hr'*). An der Stelle dieser unteren Radienplatte ist bei Squatina ein einfacher, schräg zur oberen Platte emporgerichteter Strahl vorhanden, der sich mit dem Rande der Platte verbindet. Die folgenden 4—5 einzelnen Radien laufen einfach zugespitzt aus.

Mustelus und Galeus zeigen den unteren vieltheiligen Plattenstrahl in derselben schrägen Emporrichtung, wie sie der einfache Radius von Squatina darbietet. Am bedeutendsten ist dieses Verhältniss bei Cestracion entfaltet. Die oberflächliche Betrachtung (cf. Taf. XII, Fig. 3 *hr*) gibt den Anschein, als ob hier eine bedeutende Zahl einzelner gleichartiger Strahlen dem Zungenbeinbogen angefügt wären. Anders stellt sich das Verhältniss bei genauerer Untersuchung heraus. Auf mehrere einfache oder wenig getheilte Radien folgt am oberen Hyoïdstück ein starker schräg nach hinten und abwärts gerichteter Radius, dessen hinterer Rand in zahlreiche dicht stehende Fortsätze ausläuft. Er verbindet sich mit einem ihm entgegen kommenden ähnlich gestalteten Gebilde, welches am unteren Hyoïdstücke befestigt ist. Diese von dem so modificirten Plattenradius ausgehenden Fortsätze sind theils einfach, theils gegabelt. Einige sind abgelöst und erscheinen wie freie Radien, welche einem stärkeren Radius

Digitized by Google

ansitzen. Der ganze Reichthum von Strahlen reducirt sich also hier wesentlich auf zwei sehr ausgebildete Radienplatten *).

Aus einem mehr gleichartigen Verhalten der Radien, wie es noch theilweise wenigstens bei den Notidaniden bestand, geht somit ein ungleichartiges hervor. Die Radien bieten eine Differenzirung. Schon bei den Notidaniden finden sich einzelne bedeutender entwickelt als andere. Erstere boten Gabelungen und noch weiter fortgeführte terminale Theilungen; die letzteren waren einfach, manche rudimentär. Zwei von den getheilten Radien gewinnen allmählich das Uebergewicht über die anderen. Sie entfernen sich weiter von der Articulationsstelle der Hyoïdstücke und bilden in demselben Maasse eine terminale Verbreiterung. Sie werden dabei nicht nur die ansehnlichsten, sondern auch die constantesten Stücke des Radiensystems am Hyoïdbogen der Haie.

Das Bestehen zahlreicher einzelner Strahlen bildet den niederen Zustand, aus dem der höhere durch Rückbildung einzelner und Ausbildung anderer Radien hervorgeht. Indem die letzteren durch Plattenbildung und Sonderung des Plat-

*) Die Beziehung der Radien zu den Kiemenbogen führt zu einer anderen vergleichenden Erwägung. Stellt man sich nämlich den Kiemenbogen ungegliedert vor und mit einer Anzahl dicht bei einander stehender Radien ausgestattet, von denen der mittlere vorwiegend entwickelt ist, und in ähnlicher Weise, wie es unten (S. 182) vom Hyoïdbogen von Pristis geschildert wird, noch einige Radien zu beiden Seiten trägt, so ergibt sich daraus eine mit dem Archipterygium des Flossenskeletes übereinstimmende Einrichtung. Der mittlere Radius erscheint als Stamm des Archipterygiums, die auf ihn übergetretenen Radien stellen beiderseits die Radien des Archipterygiums vor, und die noch am Bogen sitzenden übrigen Radien sind solche, die ihre primitive Beziehung bebielten. Durch diese Anschauungsweise kann man sich die Entstehung des Gliedmassenskeletes aus einer mit dem Kiemenbogenskelete gleichartigen Bildung vorstellen. Eine Stütze empfängt diese Vorstellung durch die Thatsache, dass ausser dem Stamm des Flossenskeletes (Metapterygium, Stamm des Archipterygiums) noch einige andere Stücke (Basalia des Pro- und Mesopterygium) dem Schulterbogen vieler Haie ansitzen. Diese wären dann nicht vom Stamm des Archipterygium zum Schultergürtel getretene Radien, wie ich das früher auffassen musste, sondern vielmehr an ihrer ursprünglichen Verbindungsstelle gebliebene, weiter differenzirte. Am Brustflossenskelete hätte sich demnach mehr von der Grundform erhalten als am Skelete der Bauchflosse. Dem entspricht auch das Vorkommen von Rudimenten der zweiten Radienreihe, die ich bei einigen Haien am Brustflossenskelete auffand (Jen. Zeitschr., Bd. VII, S. 131). Indem ich auf diese Verhältnisse hinweise, möchte ich die Vergleichung des Kiemenskeletes mit dem Gliedmassenskelete — bereits von Owen in der Aufstellung des »Diverging appendage« im Allgemeinen ausgeführt — nicht ohne grösste Vorsicht aufstellen, denn wenn es auch für die Vordergliedmassen thunlich wäre, so besteht für die Hintergliedmassen wegen ihrer Lagerung die grösste Schwierigkeit. Es wird daher nöthig sein, hier eine Schranke anzuerkennen, welche die Forschung gegenwärtig noch nicht beseitigen kann.

Digitized by Google

tenrandes in einzelne radienartige Fortsätze eine Differenzirung eingehen, übernehmen sie die Function der rückgebildeten, verschwundenen. Damit äussert sich hier eine auch sonst sehr verbreitete Erscheinung: dass die höhere Stufe bei einer Beschränkung der Zahl ursprünglich gleichartiger Theile durch Entfaltung und Ausbildung der bestehen gebliebenen erreicht wird. Dieses Verhältniss lässt sich in Würdigung der Causalität auch so auffassen, dass eben die Ausbildung einzelner und das damit diesen zukommende Uebergewicht über die anderen auf tieferer Stufe stehen bleibenden die Rückbildung der letzteren einleitet und mit dem Verschwinden derselben die Reduction in der Zahl bedingt.

Bei den Rochen ist mit der oben beschriebenen Ablösung des unteren Hyoïdstückes vom oberen das letztere ausser Beziehung zur ersten Kiementasche getreten. Indem das untere Stück hinter das obere gelangt, bildet es die ausschliessliche Begränzung der vorderen Wand jener Tasche. Dem entspricht der Mangel von Radien am oberen (Hyomandibulare) und das Vorkommen von solchen am unteren gleich einem Kiemenbogen gegliederten Stücke. Man wird so den Verlust der Radien am oberen Stücke auf Rechnung der verlorenen Beziehung zur Kieme setzen dürfen. Es ist aber auch noch ein ganz bestimmter Nachweis dafür zu liefern, dass an dem oberen Stücke kein Radius, selbst nicht einmal rudimentär, mehr vorkommen kann. Beachtet man nämlich die allmählich zu Stande kommende Art der Trennung beider Stücke, so findet man das Emporrücken des unteren Stückes am hinteren Rande des oberen als Einleitung des Vorganges der gänzlichen Trennung. Ich habe diesen Vorgang als eine Verkürzung der zwischen der Schädelarticulation und der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen Strecke des Hyomandibulare erklärt. Wo die Trennung, wie bei Raja, vollzogen ist, muss demnach jene Strecke auf Null reducirt sein, sie ist gänzlich verschwunden. Die scheinbar an ihre Stelle getretene ist eine andere, sie ist durch Ausbildung des unterhalb der Verbindung beider Hyoïdstücke als Mandibularfortsatz aufgetretenen Theiles entstanden, der niemals Radien trägt, auf den sich also auch solche nicht vererbt haben können.

Die an dem unteren Hyoïdstücke befindlichen Radien bestehen dagegen als Kiemenstrahlen fort und erscheinen gleichartig mit den Radien der Kiemenbogen, denen entsprechend das Stück sich gegliedert hat (vergl. Taf. XIII, Figg. 2, 3). Im Wesentlichen sind diese Radien kaum von denen der Kiemenbogen verschieden, und doch sind wieder kleine Abweichungen bemerkbar. Am bedeutendsten ist eine Differenz bei Pristis ausgesprochen. Während an den Kiemenbogen (Taf. XIII, Fig. 5) an der Stelle des Mittelstrahls eine breitere in mehrfache Strahlen endigende Platte sitzt, findet sich an der entsprechenden

Digitized by Google

Stelle des vom unteren Hyoidstücke gebildeten Bogens ein mit dem Relief der Glieder ausgestattetes Knorpelstück, welches wiederum Radien trägt. Dieses Stück (Taf. XIII, Fig. 5 *c*) verhält sich wie ein an der Verbindungsstelle beider Glieder (*a, b*) eingeschaltetes Mittelstück, darf aber nur als aus verschmolzenen Radien hervorgegangen beurtheilt werden *). Immerhin spricht sich hier in der verschiedenen Art der Differenzirung die Verschiedenheit der Abstammung dieser Radien aus.

3. *Vergleichung des Zungenbeinbogens und der Kiemenbogen.*

Durch die Beziehungen des ersten Kiemenbogens zur ersten Kiementasche, vornehmlich durch Anlagerung der vorderen Kieme dieser Tasche an die Radien des genannten Bogens, ergibt sich eine selbst bei oberflächlicher Untersuchung nicht verkennbare Uebereinstimmung mit den Kiemenbogen. Davon ausgehend kann die Frage aufgeworfen werden, inwiefern diese Theile homolog sind, d. h. inwiefern die Annahme einer ursprünglichen Gleichartigkeit beider begründet werden kann. Der Nachweis der Homologie (Homodynamie) muss durch Ableitung der Verschiedenheit dieser Gebilde von bestimmten Beziehungen derselben geführt werden, denn die Homologie wird erst dann klar, wenn die Bedingungen der Verschiedenheiten erkannt sind. Diese Verschiedenheiten sprechen sich in der Art der Gliederung, wie im Verhalten der Radien der bezüglichen Bogen aus.

Die im Vergleiche mit den Kiemenbogen geringere Gliederung des Zungenbeinbogens ist nach meinem Dafürhalten vom Anschlusse an den Kieferbogen ableitbar, denn sie entspricht genau der Gliederung des Kieferbogens, und die Notidaniden geben Belege dafür ab, dass in einem primitiven weil indifferen-

*) Die Differenzen zwischen den Kiemenbogen und dem vom Zungenbeinbogen dargestellten Gebilde sind im Verhalten der Kiemen vollständig verwischt. Die Kiemen von Pristis bieten das Eigenthümliche, dass jede in zwei Abschnitte getheilt ist. An dem lateralen an der Verbindung zweier Bogenglieder gebildeten Winkel setzt sich nämlich vom Ueberzuge der pharyngealen Oberfläche der Glieder her eine Leiste (Taf. XIII, Fig. 4 *l*) in latersler Richtung fort. Sie endigt fein auslaufend am seitlichen blinden Ende der Klementasche. Die Kiemenblättchen sind an der den Gliedstücken des Bogens entsprechenden Strecke senkrecht auf den Bogen angeordnet, wie bei allen Selachiern, setzen diese Anordnnng aber auch über den Bogen hinaus auf jene Leiste fort, der nur die verschmolzenen Mittelradien eine Stütze bieten. Genau dasselbe Verhalten zeigt die Kieme des branchialen Hyoidstückes, an welchem die Stütze für die Leiste durch eine Erhebung des oben beschriebenen Mittelstückes gebildet wird (cf. Fig. 6). An diesem Theile ist also die Anpassung an die Kieme viel vollkommener als an den ächten Kiemenbogen, wo die bezügliche Radienplatte keine Leiste trägt.

Digitized by Google

ten Zustande des Zungenbeinbogens derselbe dem Kieferbogen angeschlossen war. Wenn dem gegliederten Zustande eines Bogens ein ungegliederter vorausging, so wird die Gliederung des Zungenbeinbogens bei jenem Anschlusse an den Kieferbogen in derselben Weise stattfinden wie jene des Kieferbogens. Daraus folgt zugleich, dass die Gliederung der Kiemenbogen, die jederseits vier Stücke lieferte, in anderer Weise als die des Zungenbeinbogens erfolgt sein muss, denn für diese fehlt ein mangelnder Anschluss an den Kieferbogen, und damit die Bedingung einer mit letzterem gleichartigen Sonderung.

Was die Radien betrifft, so ist nachweisbar, dass das allgemeine Verhalten bei den Haien dasselbe ist wie jenes der Radien der Kiemenbogen. Es handelt sich also um die Erklärung der Verschiedenheit, die in der grösseren Differenzirung der Radien des Zungenbeinbogens sich ausspricht. Das Radiensystem dieses Bogens ist mächtiger, und besonders einzelne Radien sind durch Uebergang in Plattenform und terminale Spaltung bedeutend entwickelt. Durch solche Radien wird eine kräftiger wirkende Stütze geliefert, als durch eine entsprechende Anzahl einzelner unverbundener Strahlen. Die Beachtung der Lage des Zungenbeinbogens und seiner Radien am Anfange des Kiemenskeletes lässt verstehen, dass der bei der Ortsbewegung sich äussernde Widerstand des umgebenden Mediums, welcher beim Oeffnen der ersten Kiementasche von dem durch die genannten Radien gestützten Deckel der Tasche überwunden werden muss, die Ausbildung eines kräftigeren activen und passiven Bewegungsapparates hervorruft, welchen letzteren eben die Radien vorstellen. Die grössere Differenzirung dieser Radien ist daher als eine Anpassung an die örtlichen Verhältnisse des bezüglichen Bogens anzusehen. Für die Differenzirung des Zungenbeinbogens und seiner Radien in einer von den Kiemenbogen verschiedenen Weise sind somit die Factoren klar gelegt. Während diess für die Haie gilt, sind für die bei den Rochen bestehenden weiteren Modificationen die bedingenden Umstände aufzusuchen.

Durch die Ausdehnung der Brustflossen zur Seite des Kiemengerüstes nach vorn zu sind bei den Rochen die Beziehungen des Zungenbeinbogens verändert worden. Zunächst wird durch die Brustflosse ein Schutz für das Kiemengerüste gebildet, und aus der lateralen Verbindung der Kiementaschen mit der Brustflosse entspringt die gänzliche Verkümmerung der äusseren Kiemenbogen, wobei auch die Lageveränderung der äusseren gegen die Bauchfläche gerückten Oeffnungen einen Factor abgegeben haben mag. Eine fernere von den Flossen ableitbare Veränderung betrifft die Querstellung der oberen und unteren Theile des Kieferbogens, die aus der rein ventral gewordenen Lagerung der Mundöffnung entstehen musste. An diese Querstellung der Kiefer knüpft sich die

Digitized by Google

Ausdehnung des bei den Haien mit dem Unterkiefer in Verbindung getretenen Hyomandibularstückes, dessen Stellung aus einer schrägen oder fast senkrechten in eine nahezu horizontale überging. Indem die Längezunahme des Hyomandibulare durch Bildung des Processus mandibularis erfolgte, musste das untere Bogenglied gegen das Cranium in die Höhe rücken und behielt dadurch seine Beziehungen zur vordersten Kieme, welche für das Hyomandibulare verloren ging. In dem Maasse, als jenes untere Bogenglied am Hyomandibulare emporstieg, musste letzteres von der Beziehung zur ersten Kiementasche ausgeschlossen werden. Damit steht wieder die Vertheilung der Radien in Verbindung, die gleichfalls nur an dem kiementragenden Abschnitte des Hyoïdbogens sich erhielten. Wenn sie hier, im Gegensatz zu den Haien, mit denen der übrigen Kiemenbogen gleichartig blieben, so zeigt sich darin wieder die Anpassung, indem das bei den Haien die Veränderung bedingende Moment in Wegfall trat.

Auch für die Modificationen der Zungenbein-Copula ist die angeführte Veränderung von Bedeutung. Mit der Zerlegung des Zungenbeinbogens hat seine Selbständigkeit aufgehört und der obere Abschnitt (Hyomandibulare) hat seine mittelbaren Beziehungen zur Copula aufgegeben; der untere dagegen ist zu einem Kiemenbogen geworden, der wie die anderen die von ihm gestützte Kiementasche an das benachbarte Propterygium der Brustflosse sich anlehnen lässt. Die Brustflosse hat somit einen Theil der Function der Zungenbein-Copula übernommen. Wie sich hieraus die geringe Mächtigkeit der Zungenbein-Copula ableiten lässt, so ist aus der Umwandlung der letzten Kiemenbogen-Copula in eine breite Platte die Ausdehnung der Zungenbein-Copula in die Quere abhängig, welcher Zustand bei den meisten Rochen unter verschiedenen Modificationen sich forterhielt. Daran schliesst sich endlich die gänzliche Rückbildung bei Torpedo, die aus der schon bei den anderen Rochen erfolgten Minderung des functionellen Werthes des bezüglichen Skelettheiles verständlich wird.

Indem wir auf alle diese Veränderungen zurückblicken, ist es von grosser Bedeutung, den Ausgangspunkt derselben in den Umbildungen zu erkennen, welche die Brustflossen der Rochen erlitten. Von diesen Organen ging offenbar der erste Anstoss zu jenen Veränderungen aus, die wir Schritt für Schritt in den Wechselbeziehungen der Theile zu einander verfolgen können. Wenn aber die Modificationen der Brustflossen die Veränderungen des Kiemen- und theilweise auch des Kieferskeletes bedingten, so wird für jene ersten Factoren wieder die Wirkung äusserer Bedingungen vorausgesetzt werden müssen. Veränderte Lebensweise und damit in Zusammenhang veränderte Art der Locomotion drücken somit einer ganzen Reihe von Organen den Stempel ihres umgestaltenden Einflusses auf.

Digitized by Google

Durch die Darlegung der Veränderungen von Zungenbein- und Kiemenbogen in Folge der Aeusserung ausserhalb dieser Theile wirkender Einflüsse gibt sich nicht bloss die Divergenz der Umbildungen zu erkennen, man wird vielmehr im Verfolge der Erscheinungen nach der entgegengesetzten Richtung auch auf den gemeinsamen Anfangszustand jener Theile hingeleitet. Dieser wird für Zungenbein- und Kiemenbogen in gleichartiger Erscheinung angenommen werden dürfen, wenn die Differenzirungen beider in ihrer Abhängigkeit von den functionellen Beziehungen gezeigt werden konnten. Wir sind daher berechtigt, die genannten Bogen als Theile eines Systems zu betrachten, deren ursprüngliche Gleichartigkeit durch Modificationen und allmähliche Theilung der Leistung verloren ging.

4. *Kieferbogen.*

Die beiderseitigen Kieferstücke stellen in ihrer Verbindung einen ähnlichen Bogen vor wie der Zungenbeinbogen. Wie an diesem unterscheidet man ein unteres und ein oberes Stück; ersteres wird als Unterkiefer, letzteres als Oberkiefer oder Palato-Quadratum bezeichnet. Die freien die Mundspalte begränzenden Ränder dieser Stücke sind mit einer Zähne tragenden Membran bedeckt, daher schon Cuvier diesen Bogen als zahntragenden (arc dentaire) benannt hat. Die Verhältnisse dieses Bogens unterscheiden sich nach den bisher bekannt gewordenen Thatsachen vom Zungenbeinbogen wesentlich dadurch, dass erstlich an den unteren Stücken eine Copula fehlt, dass zweitens die Oberkieferstücke der Verbindung mit dem Cranium entbehren und drittens unter sich median vereinigt sind. Was den zweiten Punkt betrifft, so konnte zwar eine längst bekannte Articulation mit dem Cranium — die von mir oben (S. 63) als Palato-Basalgelenk bezeichnete — für eine primitive Verbindung genommen werden, allein sie hält als solche die Probe nicht aus, da erstlich die dem Bogen bestimmten Nerven (Trigeminus) viel weiter davon das Cranium verlassen, und da zweitens gerade der diese Verbindung eingehende Theil des Palato-Quadratum ein auch ontogenetisch sehr spät entwickelter ist. Um so wichtiger muss eine bei den Notidaniden bestehende zweite Verbindung mit dem Cranium sein, die am Postorbitalfortsatz stattfindet (vergl. oben S. 53). Ich betrachte diese Verbindung als die ursprüngliche Befestigung des Kieferbogens, da sie den durch die Bezugnahme auf die Nerven gestellten Anforderungen entspricht. Der die Verbindung vermittelnde Theil des Palato-Quadratum (Taf. X, Figg. 1, 2 *Q*; Taf. XV, Figg. 1, 2 *Q*) ist bei den Notidaniden fortsatzartig verlängert und trägt eine vordere, besonders bei Heptanchus sehr entwickelte Ge-

Digitized by Google

lenkfläche. Von da aus zieht der concave Vorderrand des Knorpels abwärts, und ebenso beginnt daselbst eine mächtige auf den concaven Hinterrand sich fortsetzende Leiste (Taf. X, Figg. 1, 2), welche bis zur Articulation mit dem Unterkiefer zu verfolgen ist. Darnach scheidet sich der Oberkieferknorpel in zwei Abschnitte; nach Huxley mag der hintere als Quadratum (*Q*), der vordere als Palatinum (*P*) bezeichnet sein.

Der vordere, bei den Notidaniden verhältnissmässig bedeutend schwächere Gaumentheil des Palato-Quadratum ist zwar mit dem anderseitigen Stücke durch Bandmasse verbunden, allein die Knorpelenden sind weit aus einander gerückt, so dass ein bei anderen Haien vorübergehendes embryonales Stadium hier persistent erscheint. Am meisten ist das bei Heptanchus der Fall. Auch bei anderen Haien ist die ligamentöse Verbindung noch sehr ansehnlich, z. B. bei Galeus. In diesen Fällen sitzen die medianen Zähne des Oberkiefers dem Ligamente an. Heptanchus besitzt sogar zwei Zahnserien an dem ligamentösen Verbindungsstücke *).

Die mediane Entfernung der Vorderenden beider Quadratknorpel erhält sich minder bei anderen Haifischen. Dicht an einander liegen die beiderseitigen Enden bei Acanthias, Spinax, Centrophorus, Scyllium etc. Innig sind sie bei Cestracion, auch bei Scymnus mit einander vereinigt, bei welch' letzterem über der Verbindungsstelle noch ein unpaares dreieckiges Knorpelstück vorkommt, durch welches der Oberkiefer aufwärts sich verbreitert (Taf. XI, Fig. 1 *P'*). Wo diese Oberkieferstücke median schon näher an einander gerückt sind, ist das die Verbindung eingehende Palatinum doch noch bedeutend schlanker als das hintere Quadratum, und darin erscheint zwischen beiden Abschnitten ein Gegensatz ausgeprägt, der in anderen Fällen verschwunden ist.

Allgemein ist endlich bei den Rochen der vordere oder Gaumentheil vom hinteren nicht unterschieden, und die mediane Vereinigung der beiderseitigen Stücke ist jener des Unterkiefers gleich. Wenn man die lockere mediane Verbindung der beiderseitigen Palato-Quadrata als den Ausdruck eines ursprünglichen Zustandes dieser Theile ansieht, so sind bei der Mehrzahl der Haie in der Ausbildung einer innigeren Medianverbindung Veränderungen eingetreten, die bei den Rochen zu allgemeiner Herrschaft gelangt sind. Der ganze Vorgang entspricht einem Verluste von Eigenthümlichkeiten, die bei den Notidaniden den vorderen und den hinteren Abschnitt des Palato-Quadratum auszeichnen.

*) Durch das Bestehen von Zähnen ausserhalb der knorpeligen Kiefertheile ergibt sich ein fernerer Beleg für die Unabhängigkeit der Zahnbildung vom Skelete, die auch durch viele andere Thatsachen nachweisbar ist.

Digitized by Google

Dass der Befund bei den Notidaniden in der That als primitiver zu gelten hat, oder doch einem solchen näher steht als das Verhalten anderer Selachier, geht aus der Vergleichung mit Embryonen hervor. Bei solchen (von Acanthias vulgaris) finde ich das Palato-Quadratum nur durch den hinteren Abschnitt — also durch das Quadratum — vorgestellt. Die Mundöffnung wird noch nicht allseitig von den Kiefern begränzt. An ihrem oberen Abschnitt füllt die Umgränzung mit der Schädelbasis zusammen (Taf. XXI, Figg. 1, 2 *m*). Erst in späteren Stadien wird die Mundöffnung rautenförmig, indem das Oberkieferstück sich median und nach vorn verlängert. Es bildet damit jenen von Huxley als Palatinum bezeichneten Fortsatz, den ich beistimmend als Gaumenfortsatz erklärt habe. Das Quadratum oder das bei den Notidaniden die Schädelverbindung vermittelnde Stück ist also das primäre, zu dem der Gaumenfortsatz in secundärer Beziehung steht. Vor der Entwickelung des Gaumenfortsatzes fehlt also die mediane Verbindung der beiden Oberkieferstücke (Quadratum), und die vier Kiefertheile stellen zusammen einen oben offenen Bogen dar, der ebendaselbst vom Cranium abgeschlossen wird. Die Verschiedenheit des Kieferbogens vom Zungenbeinbogen ist in diesem Stadium keine sehr grosse. In beiden Bogen besteht jederseits ein oberes den Bogen mit dem Cranium verbindendes Stück: Quadratum = Hyomandibulare. Diesem schliesst sich ein unteres Stück an: Unterkiefer = unteres Hyoïdbogenstück. Somit ist es nur die Copula, deren Besitz den Zungenbeinbogen vom Kieferbogen bedeutender unterscheidet.

Durch die Ausbildung des Gaumenfortsatzes am Kieferbogen ist für beide Bogen die Sonderung eingeleitet, die in dem Maasse zunimmt, als die beiden Fortsätze einander entgegen wachsen.

Am Gaumenfortsatze tritt eine Verbindung mit der Schädelbasis — zur Seite der Basalecke — auf. Sie wird bei den Notidaniden vorwiegend durch die mediale (Taf. XX, Figg. 2, 3 *p*) Fläche des Gaumenfortsatzes und nur theilweise durch eine davon sich erhebende Bildung, den Palato-Basalfortsatz, vermittelt, der bei den Haien eine fast allgemeine Verbreitung besitzt. Nicht sehr ansehnlich ist derselbe bei den Notidaniden, ganz niedrig bei Hexanchus (Fig. 2 *p*). Bei Cestracion fehlt er ganz, wenn man nicht eine ganz leichte Erhebung des oberen Randes des Gaumenfortsatzes für ein Rudiment des ersteren nehmen will. Der Mangel des Palato-Basalfortsatzes entspricht hier der festen Verbindung des Palato-Quadratum mit dem Cranium. Ersterer Theil ist schnabelartig nach vorn gestreckt und lagert sich in eine an der Gränze der Orbital- und Ethmoïdal-Region befindliche Furche (s. S. 63), von den Nasenkapseln seitlich überragt (vergl. Taf. II, Fig. 1, ferner bezüglich der Verbindung des Palato-

Digitized by Google

Quadratum mit dem Cranium: Taf. IX, Fig. 3 und Taf. XII, Fig. 3 *). Auch bei den Scyllien ist der Fortsatz unansehnlicher.

Daran reihen sich Mustelus (Taf. XII, Fig. 2), Galeus (Taf. XI, Fig. 3). Bedeutender ist der Fortsatz bei Scymnus (Taf. XI, Fig. 1), Centrophorus (Taf. XII, Fig. 2) und Acanthias (Taf. XX, Fig. 4). Bei umfänglicherer Entwickelung hebt sich der Fortsatz von der Innenfläche des Palatinum ab und bildet einen auch unten an seinem Anfange medial einragenden Vorsprung. Aehnlich wie bei Acanthias, nur schlanker und zierlicher, ist der Palato-Basalfortsatz bei Spinax gestaltet. Prionodon dagegen reiht sich mehr an Mustelus an, indem der Fortsatz seinen Ursprung vom oberen Rande nimmt. Am ansehnlichsten erscheint er bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *p*). Diess ist aber nur scheinbar, denn er wird hier durch einen faserknorpeligen festen Strang gebildet, der nicht aus dem Oberkieferknorpel, sondern aus einem Bande differenzirt ist.

Die Verbindung des Palato-Basalfortsatzes mit dem Cranium geschieht bei den Notidaniden durch ein wahres Gelenk, das besonders bei Heptanchus durch glatte Flächen sich auszeichnet und von einer Art Kapselband umschlossen wird. Der Fortsatz bietet medial eine senkrecht gerichtete Wölbung dar, die sich auch über ihn hinaus auf die Medialfläche des Gaumentheiles verlängert, und diesen an der Articulation sich betheiligen lässt. Bei Hexanchus ist fast die gesammte Articulationsfläche an der medialen Oberkieferfläche gelagert und der kleine Palato-Basalfortsatz trägt nur wenig zur Vergrösserung der Gelenkfläche bei. Die Wölbung entspricht genau der an der Basis cranii gelegenen rinnenförmigen Pfanne, in der der Gaumentheil des Oberkiefers auf- und abgleitet. Bei Scymnus und Acanthias ist die Gelenkfläche auf den Palato-Basalfortsatz (Tafel XI, Figur 2 *p*) beschränkt und liegt auf einem medial vorspringenden Theile desselben. Wie am Cranium ist die articulirende Fläche auch am Palato-Basalfortsatz von einer Perichondrium-Schicht überzogen, ist also keine reine Gelenkfläche. Von der weiten, die beiden Flächen verbindenden Kapsel wird ein Theil durch ein starkes Band vorgestellt, welches von der Spitze des Palato-Basalfortsatzes aus zum Schädel zieht. Daran schliessen sich jene Ein-

*) Aus dieser unbeweglichen Verbindung könnte das Bestehen einer Uebergangsform zu der Formation des Craniums von Chimaera, Lepidosiren und den Amphibien gefolgert werden, wenn man annehmen will, dass der dort bestehenden Verschmelzung eines dem Palato-Quadratum der Selachier vergleichbaren Abschnittes ein Zustand discontinuirlicher Verbindung vorausgegangen ist. In dem Verhalten des Kopfskeletes von Cestracion habe ich keine Gründe gefunden, aus denen ich jene Annahme als die einzig mögliche erklären könnte. Wenn auch im Cranium von Cestracion einige Verhältnisse an Chimaera erinnern, so wage ich doch nicht, darauf hin jene unbewegliche Kieferverbindung als einen directen Vorläufer der continuirlichen Vereinigung anzusehen.

Digitized by Google

richtungen, bei denen die Articulation noch mehr zurücktritt und der von einer lockeren Bandmasse umgebene Fortsatz an einem Ausschnitte der Basis cranii sich auf- und abzubewegen vermag. Hieher gehört Squatina mit der Modification, dass ein Theil des vom Fortsatz ausgehenden Bandes in ein den Fortsatz verlängerndes faserknorpeliges Stück umgebildet ist. Die Gelenkbildung ist damit aufgelöst, und bei den Haien mit nur rudimentärem Palato-Basalfortsatz besteht nur eine Bandverbindung. Bei gegen das Cranium angezogenem Palato-Quadratum kommt das Band zwischen Cranium und Palato-Basalfortsatz zu liegen.

Den Rochen fehlt mit dem Palato-Basalfortsatz jede besondere Verbindung des Palato-Quadratknorpels mit dem Cranium.

Wenn wir den ausgebildeten Zustand der Palato-Basalverbindung als den früheren, die anderen bis zum gänzlichen Mangel dieser Verbindung führenden als spätere Zustände betrachten, die gegen den ersteren als Rückbildungen erscheinen, so werden wir darin durch die Verbreitung dieser Einrichtungen bei den einzelnen Abtheilungen der Selachier bestärkt. Die ausgebildetere Gelenkform trifft auf die minder differenzirten Gruppen, die minder entwickelte oder rückgebildete Form auf die differenziriteren Abtheilungen. Man kann daraus ein Motiv für die Auffassung der genannten Verbindung als einer ursprünglich dem Kieferbogen zukommenden Einrichtung entnehmen und damit der oben ausgesprochenen Deutung entgegentreten. Dann müsste die andere Verbindung eine secundäre sein. Am einfachsten beseitigt sich jener Einwand durch die an Embryonen nachweisbare schon oben angezogene Thatsache, dass eben der ganze vordere Theil oder der Gaumenfortsatz des Oberkieferknorpels eine secundäre Bildung ist. Demzufolge ist dann der an diesem erst entstehende Palato-Basalfortsatz unmöglich für etwas Primäres zu halten.

An der Thatsache der secundären Natur des Gaumenfortsatzes festhaltend, ist es nicht schwierig, für die Entstehung des an ihm sich bildenden Palato-Basalfortsatzes eine Erklärung zu finden. Der Gaumenfortsatz wird nämlich bei seinem nach vorn und medianwärts gerichteten Wachsthum die Basalecke des Craniums erreichen und wird dort als beweglicher Skelettheil vorüberziehend sich eine Articulationsfläche bilden, auf der der Oberkieferknorpel sich hebend oder senkend sich bewegt. Diese durch die Bildung des Gaumenfortsatzes gewonnene Verbindung mit dem Cranium bietet dem Oberkiefer an letzterem eine Stütze. Sie bildet sich weiter aus mit der Entwickelung des Palato-Basalfortsatzes, auf den die noch bei Heptanchus grösstentheils dem Gaumenfortsatze zukommende Gelenkfläche übertritt. Der letztere Fortsatz übernimmt damit eine Function, die anfänglich nur der medialen Fläche des Gaumenfortsatzes zukommt, wie die

Digitized by Google

Notidaniden beweisen, von denen Hexanchus nur die Andeutung eines Palato-Basalfortsatzes besitzt. Der Gaumenfortsatz trägt fast allein die Articulationsstelle. Die Erscheinung des Palato-Basalfortsatzes knüpft sich somit an einen Differenzirungsvorgang am Gaumenfortsatze, der seine Basalverbindung allmählich einem von ihm gebildeten Fortsatze überträgt.

Die geringe Entwickelung des Fortsatzes der Notidaniden stellt somit den niedersten Zustand dieser Einrichtung vor, in welchem der Fortsatz noch nicht ausschliesslich die Articulation bildet. Die geringe Entwickelung desselben Palato-Basalfortsatzes anderer Haie, wie z. B. der Galei, Carchariae und Musteli, erscheint dagegen als eine Rückbildung, da weder der Gaumenfortsatz noch der Palato-Basalfortsatz eine Gelenkfläche mehr darbietet. Zwischen diese beiden Zustände ordnen sich jene, bei denen der entwickelte Fortsatz eine Gelenkfläche trägt (Scymnus und Dornhaie).

Der hintere Theil des Palato-Quadratum ist bei den Notidaniden der bei weitem mächtigste. Indem sich der hintere Rand breit in die Quere zieht, bildet er eine bedeutende Grube, die einem Theile des Adductors der Kiefer zum Ursprunge dient (Taf. X). Eine ähnliche Grube befindet sich an der Aussenfläche des Unterkiefers als Insertionsstelle des nämlichen Muskels. Von dieser Grube bleibt bei den übrigen Selachiern nur eine flache Einsenkung bestehen, die von dem oberen hinteren Rande des Quadratum überragt wird. Cestracion hat bei mächtiger Entfaltung des Quadratum dieses Verhältniss mehr ausgeprägt als Prionodon, Galeus, Mustelus und Scyllium, bei denen der Quadrattheil ohne Gränze in den Gaumentheil übergeht.

Auf der Aussenfläche des Quadratum erhebt sich bei Squatina eine abgerundete quer gerichtete Leiste, deren Oberfläche auf den hinteren oberen Rand des Quadratum ausläuft. Sie entspricht der bei den Notidaniden abwärts und vorwärts gerichteten Kante, welche die Grube von hinten her begränzt. Diese Leiste ist bei Scymnus mehr, bei Acanthias und Centrophorus noch bedeutender ausgebildet, indem sie einen scharfen aufwärts und auswärts gerichteten Vorsprung bildet (Taf. XI, Fig. 1; Taf. XII, Fig. 2 *m*). Sie vergrössert die Ursprungsstelle des Adductor der Kiefer und scheint für die Verschmälerung des Quadratum eine Compensation zu bilden. Die Rochen bieten bei Raja ein mehr an Squatina sich anschliessendes Verhalten, da die Leiste (Taf. XVII, Fig. 1 *m*) zwar stark vorspringt, aber hinten und oben vom Quadratum nicht abgesetzt ist. Aehnlich wie bei den Dornhaien erscheint sie bei Rhynchobatus (Taf. XIV, Fig. 1 *m*), und auch bei Trygon (Taf. XIV, Fig. 3 *m*) ist sie angedeutet, sehr schwach dagegen bei Myliobatis. Bei Pristis dagegen ist sie nur eine den hin-

Digitized by Google

teren Quadratrand umziehende Kante, die auf den bei Cestracion gegebenen Befund verweist.

Der Unterkiefer zeigt in vielen Theilen seiner Gestaltung Uebereinstimmungen mit dem Palato-Quadratum. Das gilt zumal von der Muskelgrube, die sich bei den Notidaniden auf ihm wiederholt, und die von einem vom unteren Rande her nach hinten und aufwärts verlaufenden leistenartigen Vorsprung abgegränzt wird. Auch die Höhe entspricht häufig jener des Palato-Quadratum. Bei den Notidaniden und Cestracion ist sie sehr ansehnlich und mit dem Palato-Quadratum im Einklange. Der hintere, den Adductor aufnehmende Abschnitt ist fast stets der höhere. Nur bei Scymnus finde ich ihn von der Höhe des vorderen übertroffen. Durch bedeutendere Entwickelung des ersteren Verhältnisses bildet er bei Prionodon einen Gegensatz zum Palato-Quadratum; auch noch bei Galeus, minder bei Scyllium. Wenig besteht dieser Höhenunterschied bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2 *Md*) und bei den Rochen ist er fast völlig verschwunden.

In der Verbindung beider Kieferstücke sind bei der allgemeinen Querausdehnung des Gelenktheiles zwei Abschnitte zu unterscheiden. Betrachten wir diese Verhältnisse wieder von den Notidaniden an, so finden wir hier die mediale Verbindung von einem verhältnissmässig schwachen Theile des Palato-Quadratum und einem wenig stärkeren des Unterkiefers gebildet. Das Palato-Quadratum besitzt daselbst eine quere Pfanne, die einem Gelenkkopfe des Unterkiefers aufsitzt und durch Bindegewebe ihm verbunden ist. Eine unmittelbare Berührung von Knorpelflächen ist also hier nicht vorhanden. Darauf folgt nach aussen eine Strecke, wo Ober- und Unterkiefer nur mit einer schmäleren Querkante gegen einander gerichtet sind und wiederum nur durch Bindegewebe vereinigt werden. Endlich findet sich lateral am stärksten Theile der Kiefer ein zweites vollkommeneres Gelenk, an dem ein querer Gelenkkopf in eine congruent geformte Pfanne des Unterkiefers eingreift. Somit bestehen hier jederseits zwei bezüglich ihrer Flächen in umgekehrtem Sinne sich verhaltende Gelenke, von denen nur das laterale freie Knorpelflächen besitzt.

Es dürfte sich fragen, ob bei der so verschiedenen Beschaffenheit der beiden, zudem von einander völlig getrennten Gelenke, beiden gleicher morphologischer Werth zukomme. Da mit einander articulirende Skelettheile durch ein einziges Gelenk verbunden zu sein pflegen, da ferner für eine Sonderung der beiden Gelenke aus einem einzigen keine Andeutung sich vorfindet, ist die Annahme einer secundären Entstehung des einen der beiden Gelenke gerechtfertigt. In dieser Beziehung kann man das innere für das später gebildete, das äussere dagegen für das ursprünglich beide Stücke des Kieferbogens beweglich ver-

Digitized by Google

bindende Gelenk halten. Ich stütze diese Auffassung weniger auf die grössere Vollkommenheit des äusseren (lateralen) Gelenkes als auf das Verhalten der beiden Kieferstücke zum Adductor, für welchen eine mediale, d. h. nach innen vom Gelenk befindliche Lage vorausgesetzt werden muss (siehe darüber weiter unten). Da die Verbreiterung der Kiefer mit der Ausdehnung der durch bedeutendere Differenzirung des Adductors bedingten Insertionsfläche in Verbindung steht, so wird die secundäre Gelenkbildung mit der ersten Sonderung des Kieferbogens zusammenfallen. Die in dieses Gelenk eingehenden Theile der Kiefer werden demnach Fortsätze der betreffenden Abschnitte sein, die nach gegenseitiger Berührung Articulationsflächen erhielten und damit ein neues Gelenk bildeten.

Bezüglich der Articulation schliesst sich Cestracion an die Notidaniden, doch sind sowohl die Gelenkköpfe als die Pfannen von bedeutenderem Umfange und bieten mehr kuglige Flächen dar. Bei Acanthias und Centrophorus ist das äussere Gelenk viel bedeutender als das innere entwickelt, welches fast nur durch eine Bandverbindung vorgestellt wird. Ausgebildeter ist es bei Squatina und erscheint dabei mit glatten Knorpelflächen. Wie bei Acanthias und Centrophorus sind die bei Squatina das äussere Gelenk tragenden Theile der Kiefer fortsatzartig gestaltet.

Eine Umformung bieten die Gelenkverhältnisse bei Galeus und Mustelus dar. Die Kiefer articuliren nur im lateralen Gelenke. Am inneren Gelenke hat die am Oberkiefer befindliche Pfanne eine mediale Richtung erhalten und der am Unterkiefer befindliche Gelenkkopf ist lateral gestellt, so dass er beim Oeffnen und Schliessen des Mundes auf der Pfanne auf- und abwärts gleitet*).

Die beiden Gelenke sind auch bei den Rochen vorhanden. Die äussere behält aber die überwiegende Ausbildung, am meisten bei Torpedo, dessen schwache Kiefer dem entsprechend sehr beschränkte, fast nur vom äusseren Gelenke dargestellte Articulationsflächen besitzen. Sehr stark sind dagegen beide Pfannen und Gelenkköpfe bei Myliobatis entwickelt.

An der äusseren Seitenfläche des Gelenktheiles des Unterkiefers erscheint bei den Rochen eine schräg von oben nach vorn und abwärts verlaufende Leiste. Sie gränzt bei Raja die laterale Endfläche des Unterkiefers ab, ist bei Rhyncho-

*) Der Unterkiefer erleidet bei diesen Bewegungen eine leichte Drehung um seine Längaxe, so dass beim Oeffnen des Mundes der zahntragende Rand sich etwas abwärts senkt. Aehnliche Complicationen des Mechanismus kommen auch anderen Selachiern zu, wie überhaupt die Mannigfaltigkeit der speciellen Einrichtungen eine sehr grosse ist. Es liegt jedoch gänzlich meinem Zwecke fern, diese fast für jedes Genus besonderen Differenzirungen zu beschreiben, da sie mit den wichtigeren Fragen in keinem näheren Zusammenhang stehen.

Digitized by Google

batus und Trygon sehr schwach entwickelt, dagegen bei Myliobatis als ein mächtiger Vorsprung weit nach vorn gerückt und bedingt eine eigenthümliche Gestaltung des Unterkiefers (Taf. IX, Fig. 6).

Die Verbindung der beiden Unterkieferhälften unter einander bietet verschiedene Grade der Beweglichkeit, die auch bei Oeffnen des Mundes zur Aeusserung kommen. Sehr beweglich sind die Mandibularhälften bei den Notidaniden, bei Squatina, Mustelus, Galeus, Scyllium, minder bei Acanthias und Centrophorus. Noch weniger bei Scymnus. Unbeweglich sind sie bei Cestracion (Taf. IX, Fig. 3; Taf. XII, Fig. 3), dessen Unterkiefer den medianen Abschnitt schnabelartig nach vorn ausgezogen besitzt, in Anpassung an das gleich gestaltete Vordertheil des Palato-Quadratum. Unter den Rochen ist die Beweglichkeit beider Hälften am bedeutendsten bei Raja und Torpedo. Aufgehoben ist sie bei Myliobatis. Auch diese Veränderungen sind als Anpassungen nachweisbar, indem sie zum grössten Theile mit der Einrichtung des Gebisses in Zusammenhang stehen, welches wieder der Nahrung und der Art ihrer Bewältigung entspricht.

Durch die Beziehungen des Gebisses*) zu den Kieferstücken entsteht an letzteren eine Modification der Innenfläche der Knorpel. Die zahntragende Membran senkt sich vom Kieferrande her in eine mehr oder minder tiefe Furche ein, die von einem leistenartigen Knorpelvorsprung des Ober- oder Unterkiefers

*) Bezüglich des Gebisses der Selachier sei hier nur auf einige Punkte aufmerksam gemacht. Es ist längst bekannt, dass die Zähne bei vielen Selachiern nicht bloss an beiden Kiefern häufig verschieden sind, sondern dass auch an demselben Kiefer verschiedene Zahnformen vorkommen. Fast beständig sind bei den Haien die Mittelzähne von den seitlichen verschieden, und auch an diesen bestehen wieder manche, allein immer durch Uebergangsformen vermittelte Verschiedenheiten, die als Modificationen einer bestimmten für die engeren Abtheilungen verschiedenen typischen Form erscheinen.

Als solche Formen gelten die Pflasterzähne, sowie andererseits die zugespitzten oder blattförmigen Zähne, zwischen welchen bei den Selachiern zwar viele Uebergangsformen, aber nur selten in einem und demselben Gebisse bekannt wurden. Jene Ausnahme betrifft Cestracion, von dem Owen (Odontography, S. 51) bemerkt, dass «die Zähne sowohl in Gestalt als in Umfang eine grössere Verschiedenheit als bei irgend einem lebenden Plagiostomen darbieten».

Eine eben solche, wenn nicht eine noch grössere Verschiedenheit findet sich unter den Zähnen der Notidaniden, wo es bereits von Agassiz bemerkt wurde. Derselbe sagt: «Les dents postérieurs, vers la jonction des deux mâchoirs, sont de plus en plus petites; elles finissent par n'avoir plus de pointes et par ne présenter que de petits mamelons ridés et obtus» (Recherches sur les poissons fossiles, Tome III, p. 92). Diese Angabe scheint von Owen nicht beachtet worden zu sein, da er nur Cestracion als Pflasterzähne und spitze Zähne besitzend aufführt; es ist aber doch, wie mir scheint, so wichtig, dass ich es hier näher beschreiben will. Die fraglichen kleinen

Digitized by Google

überragt wird. In dieser Zahnfurche liegen die jüngsten Formationen des Gebisses, welchen von da an bis zum freien Rande hin ältere sich anreihen. Die Zahnfurche ist bei allen Haien ausgebildet; sie ist bei den Rochen sehr schwach, z. B. bei Raja nur seitlich nahe am Gelenktheile vorhanden, bei Torpedo fehlt sie gänzlich.

Eine besondere Eigenthümlichkeit bildet die Incongruenz der zahntragenden Ränder an beiden Kiefern der Notidaniden, wodurch bei geschlossenem

Zähne bilden eine am Oberkiefer lateral, am Unterkiefer medial gelegerte Gruppe, jede aus einer Anzahl von Querreihen zusammengesetzt. An beiden Kiefern finden sich davon nur eine oder zwei Längsreihen auf der Kieferkante, aber, wenigstens am Unterkiefer von Hexanchus, nicht, wie Agassiz es dargestellt hat, in gleicher Linie mit dem übrigen Gebiss (vergl. Poissons fossiles Planches Vol. 3, Taf. *E*), sondern in einem sehr offenen Winkel zu jener Linie. Bei Hexanchus sieht man am Oberkiefer die ganze Gruppe von »kleinen Zähnen« einen wulstförmigen Vorsprung bilden (vergl. Taf. III, Fig. 6), die hintersten besitzen eine rundliche Oberfläche und stehen zu 5—6 auf einem Häufchen. Darauf folgt die erste deutliche Querreihe, in welcher ich gegen 7 etwas grössere und auch breitere Zähne zähle, die Oberfläche besitzt ein fein granulirtes Relief. Solche Zähne setzen sich noch unter die nächste Reihe fort, in welcher fünf Zähne doppelt so breit sind als die ersteren. Auf der Oberfläche bemerkt man jene Quervertiefungen und dazwischen liegende Vorsprünge. In den folgenden Reihen finden sich einzelne Zähne, welche minder breit sind als die anderen. Die Crenelirung ist deutlicher und findet sich auf einer der Breite des Zahnes entsprechenden Kante ausgeprägt, die in der sechsten oder siebenten (Fig. 6 *e*) Reihe einen bedeutenderen Vorsprung trägt. Der letztere ist an den Zähnen der achten Reihe (Fig. 6 *b* zu einem anschnlicheren schräg nach hinten gerichteten Fortsatz geworden und trägt hinter sich einige kürzere Vorsprünge, die durch Weiterentwickelung der Crenelirung der hinteren Zahnreihen entstanden gedacht werden können. Mit dieser Form ist ein Anschluss an die übrigen dem Knorpel des Palato-Quadratum aufsitzenden Zähne erreicht.

Am Unterkiefer von Hexanchus finden sich ganz ähnliche Verhältnisse. Die kleinen Zähne formiren eine medial gerichtete Gruppe, welche in ihrer Ausdehnung etwa der Länge eines der breiten vorderen Zähne gleichkommt. Die Anordnung jener Zähne beginnt sogleich mit deutlichen Querreihen, deren ich acht unterscheide (Taf. III, Fig. 7). In den hintersten Reihen liegen die Zähnchen dichter. Je mehr sie an Breite zunehmen, desto mehr wächst der je zwei trennende Raum. Bezüglich des Reliefs der Oberfläche bemerke ich, dass nur die hinterste Reihe unregelmässige Vorsprünge zeigt, an der zweiten Reihe ist schon eine allerdings schwache Längskante bemerkbar, von der aus 5—8 leichte Vertiefungen parallel nach einer Seite der Zahnoberfläche auslaufen. Weiter nach vorn zu ist die Längskante schärfer, liegt aber näher dem inneren Rande der Zahnoberfläche und rückt allmählich ganz auf diese über. Indem die Furchen von der Kante aus über die Oberfläche des Zahnes verlaufen, geben sie derselben ein schräg gerieftes Aussehen und lassen an der Kante eine Zähnelung hervortreten. Diese kann schon in der letzten Reihe der kleinen Zähne als die Anlage der mächtigen Zackenreihe gefunden werden, welche die sechs Querreihen der grossen Unterkieferzähne auszeichnet.

Heptanchus besitzt die kleinen Pflasterzähne am Oberkiefer in 6, am Unterkiefer in 7—8 Querreihen geordnet. Die des Oberkiefers lassen wieder hinter der letzten Reihe noch eine Gruppe

Digitized by Google

Munde die Zähne des Unterkiefers etwas vor jene des Oberkiefers zu liegen kommen. Dieses Verhalten ist überaus deutlich bei Heptanchus ausgeprägt und wird noch dadurch gefördert, dass der Gaumenfortsatz des Oberkiefers ganz gerade nach vorn verläuft, indess der entsprechende zahntragende Theil des Unterkiefers einen stark lateralwärts gerichteten Bogen bildet. Bei geschlossenem Munde liegt der zahntragende Theil des Oberkiefers in der Richtung der Sehne jenes Bogens, und nur die vordersten Zähne greifen über die entsprechenden des Unterkiefers hinaus. Das Gebiss des Oberkiefers verläuft dabei schräg nach hinten und abwärts, so dass der hinterste Hakenzahn sogar noch weiter hinabragt als der letzte der breiten Ersatzzähne des Unterkiefers. Letzteres erscheint zum Theil dadurch hervorgerufen, dass der untere Rand des Palato-Quadratum vom Kiefergelenke her sich nicht gerade nach vorn erstreckt, sondern an seinem hinteren Abschnitte erst gerade und dann in sanftem Bogen abwärts verläuft, worauf

von Zähnchen wahrnehmen, deren Anordnung etwas unregelmässig erscheint. Auf ganz ähnliche Weise wie bei Hexanchus gehen diese Pflasterzähne in die mächtigen Hakenzähne über.

Die Bedeutung, welche den Pflasterzähnen der Notidaniden im Zusammenhalte mit den anderen Zähnen, welche ich Hakenzähne genannt habe, zukommt, wird aus der Vergleichung mit dem Gebisse von Cestracion ersichtlich, bei welchem die Pflasterzähne die ausgebildeteren vorstellen.

	Zahnreihen			
	im Oberkiefer.		im Unterkiefer.	
	Pflasterzähne	Hakenzähne	Pflasterzähne	Hakenzähne
Cestracion	8	7	8	5
Heptanchus	6	10	8	5
Hexanchus	8	9	7	6

Die medianen unpaaren Zahnreihen des Unterkiefers der Notidaniden sind hier nicht mit eingerechnet, dagegen die Hakenzahnreihen, welche bei denselben auf dem die Gaumenfortsätze der beiden Oberkiefer verbindenden Strange stehen. Sie bilden genau ebenso regelmässige Reihen wie die von den Knorpeln gestützten und keinen »Haufen«, wie bei Müller und Henle Systematische Beschreibung der Plagiostomen, S. 80) erwähnt ist. Hexanchus besitzt jederseits eine Reihe, Heptanchus deren zwei auf dem Faserstrange.

Aus der Zusammenstellung ersieht man, dass das Gebiss der Notidani jenem der Cestracionten entspricht, nicht nur in Bezug auf die Gesammtzahl der einer Kieferhälfte zukommenden Zähne, sondern auch, was noch wichtiger ist, in der Differenzirung der Zähne in zwei verschiedene Formen, von denen die eine immer auf Kosten der anderen an Volum zurücktritt. Da wir bei der sehr geringen Schwankung der gesammten Anzahl der Zahnreihen an einem Kiefer jenes Verhältniss nicht als etwas Zufälliges ansehen können, wird in ihm ein auf zwei sehr differente Gruppen übertragenes Erbstück zu sehen sein, welches in beiden Abtheilungen in verschiedene Verwendung kommend auch eine differente Ausbildung fand.

Digitized by Google

er wieder die gerade Linie einschlägt. An der Krümmungsstelle, zwischen dem ersten und zweiten geraden Abschnitte des Verlaufes, liegen die ersten oben (s. Anmerkung) beschriebenen Pflasterzähne.

Der ersten geraden zahnlosen Strecke des Oberkiefers entspricht eine ähnliche am Unterkiefer. Sie liegt tiefer als die zweite gerade zahntragende Strecke, und an der bogenförmigen Verbindungsstelle beider liegen wieder die Pflasterzähne. Diese nehmen aber vorwiegend die mediale Fläche ein, während sie am Oberkiefer auf die laterale sich ausdehnen.

Hexanchus bietet gleichfalls das laterale Vorspringen des zahntragenden Unterkiefertheiles über den entsprechenden Abschnitt des Oberkiefers, aber der Gaumenfortsatz verläuft nicht mehr streng gerade, sondern vorn etwas medianwärts gebogen, wodurch die Entfernung von der Bogenkrümmung des Unterkiefers minder bedeutend wird. Die Plattenzähne nehmen wieder eine vorspringende Stelle ein, oben aussen, unten innen über den Kieferrand greifend. Beim Schliessen der Kiefer findet an ihnen, wie auch an den medianen Zähnen, eine Berührung statt, die für die übrigen Zähne nicht zu Stande kommt.

Bei den anderen von mir untersuchten Haien waren diese Eigenthümlichkeiten aufgehoben, so dass ebenso wie bei den Rochen ein enger Zusammenschluss des Gebisses beider Kiefer stattfindet.

Spritzloch-Knorpel.

Ueber die Verhältnisse dieses Knorpels bei den Rochen hat zuerst Henle*) genauere Thatsachen bekannt gemacht, nachdem ihn Rosenthal**) von Torpedo abgebildet hatte. J. Müller***) wies diesen Knorpel in grösserer Verbreitung bei den Rochen nach. Stannius†) gedenkt des Vorkommens desselben bei manchen Haien, z. B. bei Squatina. Die Verschiedenheit der weiter unten zu berücksichtigenden Meinungen hinsichtlich der Deutung dieses Knorpels lassen ihn den in ihren Beziehungen zu anderen Skelettheilen problematischen Gebilden beizählen.

Die Lage des Spritzloch-Knorpels ist constant. Er findet sich stets, sowohl bei Rochen als bei Haien, in der vorderen Wand des Spritzloches. Er

*) Ueber Narcine, Berlin 1834, S. 8.

**) Ichthyotomische Tafeln, Taf. XXVI. Fig. 3.

***) Myxinoiden, I, S. 142.

†) Zootomie der Fische, S. 47.

Digitized by Google

liegt hier unmittelbar unter der das Spritzloch auskleidenden Membran, und wo eine Spritzloch-Kieme besteht, sind die Blättchen derselben dem Knorpel aufgelagert. Verbindungen mit benachbarten Skelettheilen sind in einem Ligamente darstellbar, welches bei den Rochen von beiden Enden des Knorpels ausgeht und ihn einerseits an die Labyrinth-Region des Craniums, andererseits an den Kieferstiel (das Hyomandibulare) befestigt (vergl. Taf. XI, Fig. 2 *kr*; Fig. 3 *kr*; Taf. XII, Fig. 2 *kr*; Taf. XIII, Fig. 1 *kr*).

Die Verbreitung des Knorpels entspricht nicht allgemein dem Vorkommen eines Spritzloches, denn letzteres besteht bei den Notidaniden, und die vordere Wand des Spritzloch-Canals trägt sogar eine Kieme, ohne dass ein Spritzloch-Knorpel ihr eine Stütze böte. Diese Thatsache kann gegen die Auffassung des Spritzloch-Knorpels als eines Stützapparates der Kieme eingewendet werden, und zwar mit allem Recht, so lange jene Thatsache nicht von einer anderen Seite beleuchtet ist. Prüft man das Verhalten des Spritzloch-Canals der Notidaniden näher, so findet man denselben als einen nach aussen sich beträchtlich verengernden Canal, der dicht hinter dem Palato-Quadrat-Knorpel in die Höhe und nach der Seite emporsteigt. An der Stelle, wo seine vordere Wand die aus 10—12 Blättchen bestehende Kieme trägt, liegt die auskleidende Membran jenem Knorpel fast unmittelbar an. Man wird also im Palato-Quadrat-Knorpel selbst eine Stütze für die Kieme sehen dürfen. Hiezu kommen noch einige andere Umstände, welche das Fehlen des Knorpels erklären lassen. Anders verhält es sich bei allen anderen Selachiern. Die Spritzloch-Kieme, oder die Stelle, wo dieselbe sonst sich findet, liegt stets entfernter vom Palato-Quadratum, welches somit in keiner Weise als Stützorgan der Spritzloch-Kieme fungiren kann.

Dagegen ist bei sehr Vielen der vom Spritzloch-Knorpel gestützte Theil der vorderen Wand des Spritzloch-Canals zu einem klappenartig beweglichen Wulste geworden, der vermöge eines eigenen Muskels das Spritzloch nach aussen zu schliessen vermag. Diese Einrichtung findet sich theils in Verbindung mit einer Spritzloch-Kieme, theils ohne eine solche.

Bezüglich der Beschaffenheit dieses Skelettheiles in den einzelnen Abtheilungen der Selachier ergab meine Untersuchung Folgendes: Bei Centrophorus und Acanthias wird der Knorpel durch mehrfache Stücke repräsentirt*). Drei

*) Ob Stannius (Zootomie der Fische, S. 47) diese mehrfachen Knorpel im Sinne hat, wenn er vom Spritzloch-Knorpel sagt, dass er »in eine Kette discreter Knorpel zerfallen« könne, ist mir nicht ganz sicher. Es kann ebenso gut das ganz anders zu beurtheilende Verhalten des Spritzloch-Knorpels bei Torpedo damit gemeint sein, von dem auch Joh. Müller als von einer »Knorpelkette« spricht. Henle hat sich bei Anführung des Verhaltens bei Torpedo sogar wörtlich des später von Stannius gebrauchten Ausdruckes bedient.

Digitized by Google

Spritzloch-Knorpel besitzt Centrophorus in beiden von mir untersuchten Arten. Sie stellen platte, mit ihren Rändern dicht an einander gereihte längliche Stücke vor (Taf. XII, Fig. 2 *kr*), ziemlich übereinstimmend gestaltet, mit etwas schmälerem unterem und breiterem, aber scharf auslaufendem oberem Ende. Bei C. granulosus ist der äusserste von grösserer Breite als die inneren und besitzt an seinem platten oberen Ende eine leichte Einkerbung, so dass er in zwei abgerundete Plättchen auszulaufen scheint (Taf. XIV, Fig. 8 *A*). Er sitzt dabei fast unmittelbar dem Palato-Quadratum auf. Zwei Knorpel finde ich bei Acanthias (Taf. XIV, Fig. 8 *B*). Der laterale ist grösser, mit seinem oberen platten Ende etwas nach aussen gebogen, mit seiner starken Basis dem Palato-Quadratum angeheftet. Der innere ist gerade gestreckt und läuft in ein spitzes Ende aus. Einmal fand ich auch noch bei Acanthias einen sehr kleinen länglichen Knorpel als Rudiment eines dritten. Zwei unter sich gleichartige Knorpel nnd zwar von ziemlicher Grösse besitzt Scymnus (Taf. XI, Fig. 1 *kr*). Sie sind wie jene von Centrophorus am oberen Ende verbreitert, dabei etwas verdünnt, und wiederum findet sich und zwar für beide Knorpel ein Zusammenhang mit dem Palato-Quadratum. Etwas verschieden verhalteu sich die zwei Knorpel von Spinax, indem dieselben durch einen ziemlich bedeutenden Zwischenraum von einander getrennt sind. Der laterale stösst mit seiner Basis fast dicht an das Palato-Quadratum, der mediale dagegen liegt von letzterem fast ebenso weit als vom Cranium entfernt.

Die übrigen von mir untersuchten Haifische liessen nur einen Spritzloch-Knorpel erkennen. Er erscheint als eine ungleichseitig viereckige Platte bei Mustelus (Taf. XII, Fig. 2 *kr*) und Scyllium (Taf. XIV, Fig. 8 *C*), bedeutend grösser als bei Scyllium finde ich ihn bei Pristiurus; als ein quer gestelltes längliches Knorpelchen bei Galeus (Taf. XI, Fig. 3). Grösser ist er bei Squatina, wo er einen nach hinten und unten gerichteten Fortsatz besitzt (Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4 *kr*). Als eine verhältnissmässig grosse in der Mitte etwas vertiefte Platte von Schüsselform fand ich den Knorpel bei Cestracion (Taf. XI, Figg. 3, 4; Taf. XII, Fig. 3 *kr*). Der Knorpel bot auf seiner hinteren concaven Fläche mehrere Grübchen dar, von denen einige durchbrochen waren.

Unter den Rochen ist der Spritzloch-Knorpel unansehnlich bei Pristis und Rhynchobatus, er ist jenem von Mustelus ähnlich. Sehr gross ist er bei Raja (Taf. XIII, Fig. 1 *kr*), ein quer liegendes muschelförmig vertieftes Stück bildend, und ähnlich auch bei Trygon (Taf. XIII, Fig. 2) und Myliobatis. Die genauen Beschreibungen von Henle wie jene von Joh. Müller haben ihn bei den Rochen längst bekannt gemacht, ebenso die eigenthümlichen Verbindungen, die er bei Torpedo besitzt. Die von mir genauer untersuchte Torpedo

Digitized by Google

marmorata finde ich im Wesentlichen in Uebereinstimmung mit den anderen Torpedines.

Das breite muschelförmige Stück (Taf. XIII, Fig. 3) muss als der eigentliche Spritzloch-Knorpel betrachtet werden, da es allein der vorderen Wand des Spritzloch-Canals anlagert. Es zieht sich an seiner hinteren Fläche in einen kurzen Stiel aus, der sich einem zweiten dünneren cylindrischen Knorpelchen (*a* verbindet. Dieses sitzt auf einem dritten kurzen Stücke (*b*, welches am vorderen Rande des Kieferstiels (Hyomandibulare) befestigt ist. Medial von diesem entspringt ein gleichfalls beweglicher, hakenförmig nach innen gebogener Fortsatz (Taf. XIII, Fig. 3; Taf. XX, Fig. 1 *). Narcine besitzt nach Henle nur einen ungegliederten, dem Ende des Kieferstiels eingelenkten Knorpel, den Henle der »Kette« von discreten Knorpeln bei Torpedo für homolog erklärt. Ob diese Deutung richtig ist, wage ich nicht zu entscheiden, denn es kann mit demselben Recht der Spritzloch-Knorpel von Narcine dem hakenförmigen Stücke verglichen werden, welches bei Torpedo dem Vorderrande des Hyomandibulare medial von der »Knorpelkette« ansitzt. Für dieses bestände dann eine Lageveränderung, da es nicht in die vordere, sondern in die hintere und seitliche Wand des Spritzloch-Canals einragt. Der muschelförmige Endknorpel der »Kette« von Torpedo wäre bei Narcine von seinem Stiele losgelöst und in dem jederseits an der Schädelbasis liegenden von Henle als »Cartilago palatina« bezeichneten Knorpel zu suchen. Der Vorzug dieser Deutung liegt in dem Nachweise derselben Skeletelemente in den beiden Gattungen elektrischer Rochen. Die Ablösung des muschelförmigen Knorpels bei Torpedo würde der veränderten Verbindungsstelle des Hakenknorpels am Hyomandibulare vollkommen entsprechen, wenn einmal die Homologie des hakenförmigen Knorpels von Torpedo mit dem am Hyomandibulare sitzenden Spritzloch-Knorpel feststeht, denn bei der Volumszunahme des ersteren Knorpels und der damit weiter seitwärts am Hyomandibulare verlegten Articulation ist eine Verdrängung des Stiels die nothwendige Folge. Wenn dadurch die Lösung des muschelförmigen Knorpels vom Hyomandibulare nothwendig wird, so ist für die fernere Lageveränderung des frei gewordenen die erste Bedingung gegeben. Welcherlei Anpassungen für die Anlagerung an die Basis cranii in Action waren, bleibt freilich noch unbekannt. Erst die genaue vergleichende Prüfung des Spritzloch-Canals der (mir unzugängigen) Narcine sowie der Torpedines wird über diese Verhältnisse völlige Aufklärung verschaffen können, so dass ich mich bescheiden muss, meine Vergleichung als noch nicht in allen Punkten gesichert hinzustellen.

Gewiss ist, dass bei den elektrischen Rochen zwei verschiedene Gebilde als Spritzloch-Knorpel in Betracht kommen. Bei Torpedo sitzen sie beide am

Digitized by Google

Hyomandibular-Rand. Für das hakenförmige Knorpelstück bieten die nicht elektrischen Rochen kein Homologon. Narcine zeigt es vergrössert und weiter nach aussen gerückt, es ward bisher als einziger Spritzloch-Knorpel betrachtet. Der zweite Knorpel sitzt bei Torpedo auf einem von zwei Knorpelchen gebildeten Stiele. Die Erwägung, dass bei anderen Rochen, z. B. bei Rhynchobatus (Taf. XV, Fig. 3), der einzige Spritzloch-Knorpel durch ein Ligament gleichfalls am Hyomandibulare befestigt ist, lässt hier die gleiche Einrichtung wiederfinden. Wenn auch nicht entschieden werden kann, ob das Ligament bei Rhynchobatus dem gegliederten Knorpelstiele bei Torpedo entspricht, oder ob der Stiel aus einer Differenzirung des Spritzloch-Knorpels selbst hervorging, so ist doch die Uebereinstimmung des muschelförmigen Knorpelstückes sicher, und damit ist zugleich die Verknüpfung mit dem Spritzloch-Knorpel der Haifische gegeben. Narcine hat diesen Knorpel vom Stiele abgelöst, der Stiel von Torpedo ist nicht vorhanden, der Knorpel ist an die Basis cranii gerückt. Die Lagerung beider Knorpel ist also in beiden Gattungen ziemlich verschieden.

Das Vorkommen von zwei Spritzloch-Knorpeln bei den elektrischen Rochen hat nur bei der Beschränkung der Vergleichung auf die Rochen etwas Befremdendes. Zieht man die Haifische mit in Betracht, so erklärt sich die Existenz von zwei Knorpeln durch Vererbung. Man wird auch die verschiedenen Formzustände der Knorpel bei den elektrischen Rochen für minder auffallend halten, sobald man einen Blick auf die Mannichfaltigkeit bei den Haien geworfen hat. Mehr als Zahl und Form ist die Verbindung mit dem Hyomandibulare eigenthümlich. Diese Besonderheit ist aber keineswegs so gross, dass sie die bestehende Homologie allzu dicht verhüllte, denn wir werden von den Haien her zu Rhynchobatus geführt, wo bereits ligamentöse Verbindungen mit dem Kieferstiele vorkommen.

Dieser Gesichtspunkt wird auch für die Beurtheilung eines bei den Myliobatiden vorkommenden eigenthümlichen Knorpelstückes festzuhalten sein. Joh. Müller*) sah bei Rhinoptera und Myliobatis »einen eigenen Knorpel von platter länglicher Form, am äusseren Ende des Quadratbeins angeheftet. Er liegt horizontal vom Quadratbeine nach vorwärts gegen den Kopftheil der Brustflossen gerichtet, aber nicht darin befestigt, im Fleisch.« Dieses Knorpelstück, welches ich auf Taf. IX in Fig. 6 *z* abbilde, traf ich etwas kleiner als es Müller darstellte, der es auf Grund seiner Lagerung als Jochknorpel bezeichnete. Es schien ihm »einigermassen dem Os jugale Cuv. articulari zygomaticum Müll. der Vogelfötus, Crocodile, Schildkröten, nackten Amphibien und Knochenfische

*) Myxinoiden. I, S. 143 und Taf. IX. Figg. 1, 3 *A B z*.

Digitized by Google

zu entsprechen«. Da dieser Skelettheil des Craniums niemals durch einen Knorpel repräsentirt wird, wird die Müller'sche Vergleichung nicht festgehalten werden können. Auch ist es wohl zunächst unsere Aufgabe, für den fraglichen Knorpel ein Homologon bei den Selachiern aufzufinden. Nun ist bereits vorhin ein Knorpel am Hyomandibulare bei den Zitter-Rochen aufgeführt worden, der nur etwas mehr medianwärts sitzt und den platten Spritzloch-Knorpel trägt. Denkt man sich den Spritzloch-Knorpel der Torpedines abgelöst, so entsteht daraus das Verhalten bei Myliobatis und Rhinoptera. Mit einer Rückbildung des bei Torpedo den Spritzloch-Knorpel mit dem festsitzenden Stücke verbindenden Mittelgliedes (Taf. XIII, Fig. 3 *a*) löst sich die »Kette« in zwei getrennte Stücke auf, deren eines den freien Spritzloch-Knorpel, das andere jenes Knorpelstäbchen am Hyomandibulare vorstellt. Die im Vergleich mit Torpedo laterale Verbindung mit dem Hyomandibulare kann aus dem bei den Myliobatiden viel bedeutenderen Umfange des Spritzloches erklärt werden. Demnach glaube ich Grund zu haben, den Müller'schen »Jochknorpel« auf die Spritzloch-Knorpel zu beziehen, und darf ihn als eine Einrichtung betrachten, die aus einer Verbindung des Spritzloch-Knorpels mit dem Hyomandibulare hervorging, wie eine solche noch bei Torpedo nachweisbar ist.

Die über diese Knorpel der Selachier urtheilenden Autoren haben in ihnen Theile des Skeletes der Knochenfische gesehen. Henle bezeichnet den inneren Knorpel der Rochen als Apophysis pterygoïdea, den äusseren als Cartilago pterygoïdea bei Torpedo, als Cartilago palatina bei Narcine. Die Cartilago pterygoïdea vergleicht er dem Cuvier'schen Tympanicum der Teleostier, also dem Metapterygoïd (Huxley). J. Müller stimmt hiemit überein: »Ich nenne diesen Knorpel Cartilago pterygoïdea, und er entspricht in der That dem Os pterygoïdum und nicht dem Palatinum der Grätenfische« *). Stannius macht keinen Einwand, wohl aber eine anscheinende Ergänzung, indem er auch die Vergleichung mit »den convexen Knorpeln, welche bei vielen Rochen die Stützen zweier Diaphragmata an der dorsalen und ventralen Gränze eines Kiemensackes verbinden«, für zulässig hält. Auf eine ausgedehntere Besprechung dieser Vergleichungen einzugehen, wird nicht nöthig sein, wenn man sich erinnert, dass das Metapterygoïd der Teleostier niemals ein besonderer Knorpel ist. Ich wende

*) Myxinoïden, I, S. 142. Müller bringt hier nicht nur bei der Vergleichung mit den Teleostiern fremdartige Dinge zusammen, sondern vergleicht auch innerhalb der Selachier Theile, zwischen denen keine Homologie besteht, denn Cartilago pterygoïdea ist ihm sowohl der platte muschelförmige Knochen von Myliobatis, Trygon etc., als auch der bei Narcine brasiliensis mit dem Hyomandibulare articulirende Knorpel, dessen Ende mit der dem vorgenannten Knorpel homologen sogenannten Cartilago palatina zusammenstösst.

Digitized by Google

mich daher sogleich zu den Thatsachen, welche zu einer anderen Auffassung führen müssen. Sie bestehen 1) in dem Vorkommen mehrfacher, einander gleich gestalteter Knorpel bei Haien, 2) in den Beziehungen dieser Knorpel zu einer Kieme und 3) in den Beziehungen derselben zu einem Bogen des Visceralskeletes.

Wenn man eine Kieme stützende mit einem Visceralbogen zusammenhängende Knorpelstäbe als Kiemenstrahlen bezeichnet, so stellen sich die Spritzloch-Knorpel bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus als Kiemenstrahlen dar. Obgleich sie nicht alle unmittelbar dem Kieferbogen (dem Palato-Quadratum) aufsitzen, so sind sie doch ihm nahe genug gelagert, um in Beziehung zu ihm erkannt werden zu können. Es bildet also vorzüglich die geringere Anzahl eine Verschiedenheit, diese entspricht aber vollkommen der Reduction der Kieme sowohl, als der gesammten Kiemenspalte, welche hier in Gestalt des Spritzloches erscheint. Wenn eine geringere Ausbildung der Radien bei vielen Haien selbst an den fungirenden Kiemenbogen vorkommt, so ist um so mehr für eine rückgebildete Kieme eine Rückbildung der Radien zu erwarten.

Bei den übrigen Haien mit Spritzlöchern tritt eine bedeutendere Reduction auf, da nur ein einziger in seiner Form verschiedenartig modificirter Knorpel fortbesteht. Mit den einzelnen Strahlen der Spritzloch-Kieme von Acanthias oder Centrophorus verglichen, ist der einzige Radius der anderen Haie vergrössert und aus der schmalen Radiengestalt in die Plattenform umgebildet, so dass er derselben Fläche entspricht, die vorher durch mehrfache Radien gebildet wurde. Es liegt desshalb der Gedanke an eine Verschmelzung einzelner Radien nahe, allein einer solchen Annahme fehlen die thatsächlichen Grundlagen, so dass ich vorziehe, den einzigen Spritzloch-Knorpel von Squatina, Scyllium, Galeus, Mustelus und Cestracion durch Verbreiterung eines einzigen Radius entstanden zu denken. Ein Radius erscheint auf Kosten der anderen vergrössert und nimmt nach gänzlicher Rückbildung der letzteren die Stelle derselben ein. Die Form des Spritzloch-Knorpels bei einigen Haien, z. B. bei Pristiurus, spricht sogar deutlich für die Entstehung aus einem einzigen Strahl. Die bei den Rochen sich findenden Modificationen sind dann aus dieser Knorpelplatte hervorgegangen anzusehen, und nur für die elektrischen Rochen bestehen Gründe, die bei ihnen gegebenen Einrichtungen von zwei discret bleibenden Radien abzuleiten.

Die ursprüngliche Zugehörigkeit der Spritzloch-Knorpel zum Palato-Quadratum, also zum oberen Abschnitte des Kieferbogens, wird durch die Verbindungen, welche sie bei den elektrischen Rochen zum Kieferstiele erlangt haben,

Digitized by Google

nicht berührt, denn dieser neuen Beziehung gehen Stadien voraus, welche den Spritzloch-Knorpel vom Oberkieferstücke abgelöst zeigen. Diess ist der Fall bei den meisten Haien, deren Palato-Quadratum nicht mehr in der ursprünglichen cranialen Verbindung sich findet. Der hintere, die Radien tragende Rand des Palato-Quadrat-Knorpels entfernt sich damit vom Spritzloch-Canale, namentlich von dem Theile seiner Wand, der vorübergehend oder bleibend eine Kieme trägt. Bei der bei den Rochen mit der Verlegung des Mundes auf die ventrale Körperfläche noch bedeutenderen Entfernung des Palato-Quadratum vom Schädel müssen die Beziehungen des in seiner Lagerung zum Cranium beharrenden Spritzloch-Canals zum Palato-Quadratum sich ändern, und der Knorpel geht Verbindungen ein mit dem in der ursprünglichen Articulation am Cranium fortbestehenden Hyomandibulare. Es ist also weniger eine Veränderung der Lage der Radien, als eine Veränderung des ihnen zugehörigen Bogenstückes, nämlich des Palato-Quadratum, wodurch eine Ablösung der Radien von dem sie tragenden Skelettheile erfolgt. Wir betrachten so die Modificationen des Palato-Quadratum als den die Trennung hervorrufenden Factor und erklären daraus auch das Fehlen der Spritzloch-Knorpel bei den Notidaniden. Hier ist durch die Ausdehnung des Palato-Quadratum nach hinten und aufwärts die Kieme an die Innenfläche dieses Theiles gelagert, und etwa vorhanden gewesene Radien müssten weit über die Kieme hinaus gerückt sein.

Durch Veränderungen des Palato-Quadratum ist also sowohl die Ablösung der Radien in dem einen Falle, wie in dem anderen ihre gänzliche Rückbildung erklärbar.

Den Spritzloch-Knorpeln reihe ich noch einige andere Knorpelstückchen an, deren Ableitung von Radien des Kieferbogens minder sicher ist. Es sind dies bei Prionodon vorkommende Knorpel, welche der Basis cranii angefügt sind *). Ich finde sie bei Prionodon glaucus (Taf. II, Fig. 4 *) als drei dem Rande der Basalplatte (*Bp*) ansitzende Stücke, welche in der von der letzteren

*) Stannius (Zootomie der Fische, S. 45) erwähnt von Prionodon glaucus das Vorkommen eines vom vorderen Rande des dorsalen Endes des Kiefer-Suspensorium (also vom Hyomandibulare) ausgehenden Knorpels, der seitwärts an die Schädelbasis sich anlegt, ihren Bereich nach aussen hin erweitert und bis unter die vordere Gränze der Augenhöhle reicht; er setzt sich nach vorn fort in ein Band, welchem einzelne Knorpelstückchen eingesprengt sind«. Letztere könnten die auch von mir beobachteten sein, wenn die Lagenangabe nicht abweichend wäre. Was den vom Hyomandibulare ausgehenden Knorpel betrifft, so verstehe ich die Angabe gleichfalls nicht. Sollte die Verbreiterung der Basalplatte (Taf. II, Fig. 4 *Bp*) damit gemeint sein, die leistenartig vorspringend eine grosse Oeffnung (*ô*) umzieht? Dann ist die Beziehung auf das Hyomandibulare unverständlich, denn jener Theil gehört dem Cranium an.

Digitized by Google

zum Hyomandibulare hinziehenden derben Membran eingeschlossen sind. Diese Membran ist an ihrem Vorderrande durch einen starken, bandartigen Strang abgegränzt, der gleichfalls an der Basalplatte (bei *) inserirt ist. Als Theile des Craniums können diese Knorpel desshalb nicht gelten, weil in der ganzen Nachbarschaft keine Fortsatzbildung existirt, von der sie etwa abgetrennt sein könnten. Zudem liefert keiner der untersuchten Selachier eine jener Annahme günstige Thatsache. Dagegen sind uns bereits von den Radien des Kieferbogens manche nicht geringere Modificationen bekannt geworden, wie z. B. die Verbindung des Spritzloch-Knorpels mit dem Hyomandibulare der Rochen. Desshalb scheint es mir nicht sehr unwahrscheinlich, dass in den fraglichen Knorpeln Strahlen-Rudimente des Kieferbogens vorliegen, welche nicht bloss wie bei anderen Haien vom Palato-Quadratum abgelöst sind, sondern auch weiter medianwärts rückten und mit der Anlagerung an die Basalplatte vor gänzlicher Rückbildung bewahrt blieben. Mit dieser Lageveränderung ist die Rückbildung des Spritzloch-Canals *) in Verbindung zu bringen, indem dadurch die Bedingungen für jene bestimmtere Lagebeziehung — in der vorderen Wand des Spritzloch-Canals — sistirt sind.

5. *Vergleichung des Kieferbogens mit den Kiemenbogen.*

Das Bestehen von knorpeligen, auf den Kieferbogen beziehbaren Radien, von denen ich die Spritzloch-Knorpel abgeleitet habe, lässt die beiden Stücke des ersteren als Abschnitte eines Bogens betrachten, der morphologisch wie physiologisch als Kiemenbogen erscheint. Das Spritzloch repräsentirt eine zwischen Kiefer und Zungenbeinbogen (zwischen Palato-Quadratum und Hyomandibulare) gelegene Kiementasche, an der nur die vordere Wand eine Kieme trägt. Diese Spritzloch-Kieme ist im ausgebildeten Zustande der Selachier nicht mehr in respiratorischer Function, wie aus der Einrichtung ihres Gefässapparates zu erschliessen ist. Sie fungirt aber wahrscheinlich bei allen mit einem Spritzloche versehenen Selachiern während einer früheren Entwickelungsperiode als Kieme, denn die Blättchen der Spritzloch-Kieme sind da gleich jenen der anderen Kiemen in lange Fäden ausgewachsen. Es darf daraus wohl die gleiche respiratorische Bedeutung gefolgert werden. Der Verlust dieser Bedeutung findet dem-

*) Die Rückbildung des Spritzloch-Canals erstreckt sich bei den Carchariae nur auf den äusseren Abschnitt, der innere besteht als ein enger blind geendeter Canal, von dem eine medial verlaufende Fortsetzung bis zur Labyrinthwand führt. Auf derselben Stelle besitzen andere Selachier eine gegen die Labyrinth-Region des Craniums gerichtete Ausbuchtung des Canals.

Digitized by Google

nach für die Spritzloch-Kieme wohl erst innerhalb der ontogenetischen Entwickelung statt. Wenn der Spritzloch-Canal somit eine Kiementasche repräsentirt, so wird diese doch nur als rückgebildet gelten können, und zwar morphologisch rückgebildet, weil die Ausdehnung der Tasche im Zusammenhalte mit den anderen eine bedeutend geringere ist; functionell rückgebildet, weil das einer Kieme ähnliche, der vorderen Wand angelagerte Organ als Pseudobranchie wenigstens im ausgebildeten Zustande des Thieres nicht mehr respiratorisch fungirt oder sogar gänzlich verschwunden ist.

Es fragt sich nun, ob die im Spritzloch-Canal repräsentirte Kiementasche die relativ geringe Ausdehnung stets besass, ob auch bei der in die Selachier fortgesetzten Stammform die gleiche Beschränkung dieser Kiementasche stattfand, oder ob Thatsachen bestehen, die auf eine ursprüngliche in Uebereinstimmung mit den übrigen bedeutendere Ausdehnung dieser Tasche schliessen lassen. Solche Thatsachen sind vorhanden. Erstlich findet man das Spritzloch bei Embryonen relativ stets grösser (Taf. XXI, Figg. 1, 2 als bei erwachsenen Selachiern, und sogar fast von derselben Ausdehnung, wie die darauf folgenden Kiemenspalten, deren erste es vorstellt. Die Verkleinerung wird dagegen erst im Laufe der Ontogenese erworben, so dass sich dadurch ein erst spät erlangter Zustand ausspricht. Wenn sich also das Spritzloch der Selachier im ausgebildeten Zustande niemals zwischen die beiden unteren Stücke des Zungenbeins und Kieferbogens fortsetzt, so ist doch ein bis dahin ausgedehnter Zustand dieser Kiementasche als das ursprüngliche Verhalten anzusehen. In dieser Beziehung ist das Vorkommen von Rudimenten von Radien am unteren Theile des Kieferbogens, d. h. am Unterkiefer, von grosser Wichtigkeit.

Hierin findet sich die zweite für eine ursprünglich grössere Ausdehnung des Spritzlochs, resp. der vordersten Kiementasche, zeugende Thatsache. Jene Rudimente von Radien bestehen in Knorpelstückchen, welche in einem längs des unteren Randes des Unterkiefers sich hinziehenden fibrösen Bandstreifen liegen. Sie kommen bei den Scyllien vor. Stannius*) beschreibt sie bei Sc. Edwardsii, ohne sie zu deuten. Ich finde an gleichem Orte zwei nicht unbeträchtliche Knorpel bei Pristiurus. Der mediale ist länglich dreieckig, mit nach hinten gerichteter Spitze (Taf. XVI, Fig. 6 *). Der laterale dagegen ist an seinem freien Ende abgerundet und sitzt mit sehr breiter Basis an (Fig. 6 * *). Scyllium catulus und canicula besitzen wohl den Bandstreifen, aber ohne ihm

*) Op. cit. S. 47 Anmerkung. Stannius sagt: »Bei Scyllium Edwardsii zieht längs dem unteren Rande jedes Unterkieferschenkels ein schmales fibröses Band mit eingesprengten Knorpelstückchen sich hin«.

Digitized by Google

eingelagerte Knorpel, auch bei Galeus besteht er, und bei Mustelus ist er durch eine fibröse Verdickung des Perichondriums repräsentirt. Man wird beim ersten Blicke an der Radiennatur dieser Knorpel Zweifel hegen, denn ihre Gestalt ist abweichend von der bei den Kiemenstrahlen der Haie bestehenden Form. Aber ist es denn einfacher und naturgemässer, in diesen, zwei verschiedenen Gattungen zukommenden, somit auf eine gemeinsame Vererbung hinweisenden Knorpelstücken beliebig entstandene Skelettheile zu sehen, oder in ihnen etwa abgelöste Stücke des Unterkiefers zu erkennen? Die Veränderlichkeit zweifelloser Radien, mag sie in einer oft weit gehenden Differenzirung oder mag sie in einer zum völligen Verschwinden führenden Rückbildung sich äussern, gibt uns auch für die fraglichen Knorpelchen das Verständniss an die Hand, welches uns das Typische unter der Hülle der Modification erkennen lässt. Dieses Typische besteht im Vorkommen von Knorpeln am hinteren Rande eines Bogengliedes. Solche Gebilde können nur Kiemenstrahlen (Radien) sein. Wenn sie hier am Unterkiefer ihre ursprüngliche Form verloren, so ist das aus dem Umstande erklärlich, dass sie nicht in ihrer primitiven Function, sondern bereits als Rudimente sich vererbt haben, da bei keinem Selachier die Spritzloch-Kieme auch auf den Unterkiefer ausgedehnt ist. Diese Radienrudimente sind einem Ausschnitt des Unterkiefers angepasst und haben wohl eben dadurch sich erhalten, während sie bei den übrigen Haien verloren gingen.

*) Das Vorkommen von Knorpelplättchen am hinteren Rande des Unterkiefers bei den Scyllien gibt noch zu einer anderen Frage Anregung. Für eine nicht geringe Anzahl knorpeliger Skelettheile der Selachier ist es möglich, einen directen Zusammenhang mit knöchernen Gebilden des Skeletes von Ganoiden und Teleostiern nachzuweisen. Indem Ossificationen des Integumentes sich mit den knorpeligen Anlagen verbinden, dieselben überlagernd oder umwachsend, setzen sich Knochen allmählich an die Stelle des in verschiedenem Maasse rückgebildeten oder auch verschwindenden Knorpels. In meinen früheren Arbeiten über den Schultergürtel und die Brustflosse der Fische (Untersuchungen, Heft II) habe ich mehrfache und sehr klare Fälle von jener Erscheinung aufgedeckt. Hier sei ein anderes Beispiel aufgeführt, welches auf die angeregte Frage engeren Bezug hat. Es ist nachweisbar, dass das Operculum der Ganoiden und Teleostier aus einem ursprünglich knorpeligen Radius des Hyomandibulare sich hervorbildet, derart, dass der bei Selachiern noch mächtige Knorpel rückgebildet und durch eine nur an der Verbindung mit dem Hyomandibulare knorpelige Knochenplatte substituirt wird. Haben wir nun in den fraglichen submentalen Knorpeln der Scyllien Radien erkannt, denen naturgemäss eine ursprünglich allgemeine Verbreitung zukommen musste, so leitet uns die Vergleichung dieser Radien mit den Modificationen anderer, z. B. des Hyomandibular-Radius, dahin, die sogenannten Jugularplatten der Crossopterygier auf und aus ursprünglich knorpeligen Radien des Unterkiefers entstanden anzusehen (vergl. über diese Jugularplatten Huxley, Memoirs of the geological Survey of the united Kingdom. Dec. X, 1861. Von einer grösseren Anzahl gewinnen zwei medial gelagerte das Ueber-

Digitized by Google

Wir müssen also beiden Stücken des Kieferbogens Radien zusprechen, dem Palato-Quadratum die Spritzloch-Knorpel, dem Unterkiefer die Randknorpel, welch letztere nicht allgemeiner verbreitet sind. Aus dem Vorkommen von Radien schliessen wir auf das einstmalige Bestehen einer Kieme und folgern aus dem Radienbesatz beider Stücke des Kieferbogens, dass derselbe ursprünglich in seiner ganzen Ausdehnung eine Kieme trug. Die Kiementasche muss zwischen den beiden Stücken des Kieferbogens einerseits und den beiden Stücken des Zungenbeinbogens andererseits sich ausgedehnt haben, da auch der Unterkiefer Kiemenstrahlen trug. Der untere Theil dieser Kiementasche ist zuerst verschwunden, da er sich nicht mehr vererbt und nur in den Strahlenresten die Spuren seines Bestehens in einer kleinen Abtheilung der Selachier zurückliess. Der nach dem Schwinden des unteren Abschnittes der Kiemenspalte übrig bleibende obere Theil vererbt sich allgemein, scheint auch vorübergehend noch respiratorische Functionen zu üben und sich dann zum Spritzloche mit seiner Pseudobranchie umzuwandeln. Das Spritzloch wird also nicht bloss im Allgemeinen als der Rest einer Kiemenspalte, sondern als der obere Abschnitt einer ursprünglich längs des hinteren Randes des Palato-Quadratum und des Unterkiefers ausgedehnten Kiemenspalte zu gelten haben. Die phylogenetisch sehr frühzeitig eingetretene Rückbildung und der Verschluss dieser Spalte von unten her, bis auf die im Spritzloch offen gebliebene Stelle, wird mit der Differenzirung des Kieferbogens in Zusammenhang gebracht werden dürfen.

---

gewicht über die anderen (z. B. bei Glyptolaemus) und erhalten sich allgemein in jener Ganoïden-Gruppe verbreitet fort, bei Polypterus die ausschliesslichen Jugularia vorstellend, indess die anderen kleineren sich rückbilden und verschwinden. Die Ausbildung dieser Theile erklärt die in derselben Abtheilung bestehende Rückbildung anderer Radien, nämlich der Radii branchiostegi des Zungenbeinbogens, welche durch jene in die Jugularplatten umgewandelten Radien des Unterkiefers functionell ersetzt sind.

Der gegebenen Auffassung zufolge würden also die Submental-Knorpel der Scyllien den Jugularplatten der Crossopterygier homolog sein. Beiderlei Bildungen würde eine und dieselbe Einrichtung zu Grunde liegen: Kiemenstrahlen des Kieferbogens, speciell des Unterkiefergliedes desselben. Während diese Radien bei fast allen Selachiern gänzlich verschwunden sind und nur als kleine Knorpelplättchen bei Scyllien sich erhielten, gingen sie in einer grossen Abtheilung jetzt fast vollständig erloschener Ganoïden eine grossartige Differenzirung ein, durch die sie zu knöchernen, einen Schutzapparat vorstellenden und die Radii branchiostegi des Zungenbeinbogens verdrängende Platten umgewandelt wurden.

Die Vergleichung der submentalen Knorpel der Scyllien mit Radien gibt somit diesen Theilen nicht nur ihre Erklärung und lässt sie als typische Skeletelemente erscheinen, sondern bringt auch wichtige Skelettheile der Ganoïden mit typischen Einrichtungen in naturgemässen Zusammenhang.

Digitized by Google

Wenn nämlich der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen hervorging, so wird die Zeit des Aufgebens der einen Eigenschaft an die der Ausbildung der anderen sich anschliessen. Die Umbildung der Glieder jenes Kiemenbogens zu den Kieferstücken wird der Fortdauer der Beziehung zu einer Kieme eine Schranke gesetzt haben, und in jener Umbildung wird der wichtigste Factor für das Schwinden des grössten Theiles der Kieme gesucht werden dürfen. Dass hiebei der voluminösen Ausbildung der beiden Glieder des Bogens eine hervorragende Rolle zukam, wird durch die Ausdehnung des Kieferbogens nach hinten und die darauf sich gründende Verbindung mit dem Zungenbeinbogen höchst wahrscheinlich gemacht, denn das Verhalten des Zungenbeinbogens zum Kieferbogen bei den Notidaniden zeigt, dass der Anschluss beider nicht vom ersteren Bogen ausgegangen sein und auch nicht von einer Stützfunction abgeleitet werden kann, die der Zungenbeinbogen dem Kieferbogen darböte. Aus den gesammten Beziehungen beider Bogen zu einander ergibt sich vielmehr nur eine durch Ausdehnung der Stücke des vorderen Bogens über den hinteren erlangte Verbindung.

Die Ableitung des theilweisen Schwindens der ersten Kieme von einer voluminösen Gestaltung der Stücke des Kieferbogens erklärt die Fortdauer des oberen Theiles jener Kiemenspalte im Spritzloch-Canale. Zwischen den Schädelinsertionen des Zungenbein- und des Kieferbogens konnte allein eine durch die Entfaltung des letzteren Bogens nicht beeinträchtigte Stelle übrig bleiben, an der ein Theil der Kieme sich zu erhalten vermochte. Diese Beziehung des Spritzloch-Canals zur Seite des Craniums zeigt durch die Allgemeinheit ihrer Vererbung ihre tiefe Begründung *).

Wenn nun die Vergrösserung der Stücke des Kieferbogens die Rückbildung und das Schwinden der ersten Kiementasche hervorrief, so wird, bei dem Bestehen bestimmter Zeugnisse für das Vorhandensein einer ausgedehnten ersten Kiementasche, das ursprüngliche Volum des Kieferbogens von jenem der Kiemenbogen wenig verschieden vorausgesetzt werden müssen. Wir gelangen so zu einem einfacheren Zustande des Kieferbogens, von welchem frühe Embryonalstudien noch deutliche Merkmale aufweisen. Ein solches findet sich in dem Fehlen des Gaumenfortsatzes des Palato-Quadratum, welches in frühen Stadien nur durch das Quadratum vorgestellt wird (s. oben S. 188).

*) Dass der Spritzloch-Canal zum Cranium in nähere Beziehung tritt, geht aus einer Beobachtung von J. Müller hervor, der zufolge bei manchen Haien und Rochen von der medialen Wand des Canals aus ein Seitencanal sich abzweigt, der mit erweitertem Ende der Labyrinth-Region des Schädels über der Articulation des Hyomandibulare sich anlagert. Unter den Haien kam dieser Seitencanal bei Scyllium, Pristiurus, Mustelus, Galeus, unter den Rochen nur bei Rhynchobatus und Syrrhina vor. Vergl. Anat. der Myxinoiden, III, S. 79.

Digitized by Google

Für die Homologie des Kieferbogens mit einem Kiemenbogen kann endlich noch das Verhalten der Muskulatur aufgeführt werden, wovon ich nur jenes des grossen Adductors der Kiefer hervorheben will. Er entspricht vollständig dem Adductor der beiden Mittelglieder der Kiemenbogen und lagert sich ebenso wie dieser in eine besonders bei den Notidaniden deutliche Grube ein. Die bei dieser Vergleichung uns entgegen tretende Volumsverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skelettheil hervor und erklärt sich somit aus der Verschiedenheit der Leistung. Auffällig bleibt dann nur noch die laterale Lagerung des Adductors der Kiefer im Gegensatze zu der medialen der Adductoren der Kiemenbogen. Dieses Verhältniss klärt sich jedoch auf einfache Weise durch die am Kieferbogen eingetretene, zum Theil durch die Volumsvergrösserung bedingte Lageveränderung der Aussen- und Innenflächen. Am Oberkiefer wird diese Veränderung durch Entstehung des Gaumenfortsatzes, am Unterkiefer durch die Ausdehnung in der Richtung nach vorn hervorgerufen. Als der ursprünglich äusseren Fläche des Bogens entsprechend erscheint dann nur der hintere Rand vom Palato-Quadratum und der hintere und untere Rand vom Unterkiefer.

Wie die Ausbildung des Adductors *) mit der Ausbildung der Kieferstücke in Connex zu denken, so ist auch das Fehlen dieses Adductors am Zungenbeinbogen bezüglich der durch die Verbindung des letztern mit dem nach hinten zu ausgedehnten Kieferbogen in Zusammenhang zu bringen, indem durch diese Verbindung (vergleiche Notidaniden oben S. 167) der Zungenbeinbogen an Selbständigkeit einbüsst und sich mit dem Kieferbogen bewegt.

Verwerthen wir die aus mannichfachen Befunden abgeleiteten Folgerungen zu einer Construction des primitiven Kieferbogens, so werden wir denselben als einen mit dem Zungenbein- und den Kiemenbogen gleich gestalteten Knorpelbogen uns vorstellen müssen. Der hintere Rand des Bogens trug Knorpelstrahlen und diese trugen eine Kieme. Mit einer Gliederung der Bogen in je zwei Abschnitte erfolgte die Beweglichkeit, welche für den Kieferbogen die erste Bedingung einer neuen Function abgab. An diese knüpft sich die voluminösere Ausbildung, und damit die Sonderung von den übrigen, von denen der Zungenbeinbogen noch am meisten vom Kieferbogen beherrscht blieb.

Die Entwickelung des Gaumenfortsatzes lässt das obere Stück des Kieferbogens noch weiter von den homodynamen Theilen des Visceralskeletes sich entfernen, und mit der Rückbildung und dem gänzlichen Schwinden des grössten

*) Am einfachsten ist der Adductor bei den Notidaniden. Bei anderen Haien geht er mannichfaltige Complicationen ein.

Digitized by Google

Theiles der Kieme sind die voluminösen Glieder des Kieferbogens vollständig in die neue Function übergetreten. Was von der Kiementasche noch blieb, ist zum Spritzloch-Canale umgewandelt. Radienreste bleiben in der vorderen Wand dieser rudimentären Tasche als »Spritzloch-Knorpel« sehr verbreitet bestehen, sind aber meist vom Bogen abgelöst, der in demselben Maasse von der functionellen Bedeutung eines Kiemenbogens befreit ist.

Durch die bei allen Selachiern, mit Ausnahme der Notidaniden, stattgefundene Ablösung des Palato-Quadratum vom Cranium werden noch bedeutendere Differenzirungen angebahnt. Die zwischen Zungenbeinbogen und Kieferbogen durch die Ausdehnung der beiden Theile des letzteren entstandene Verbindung bildet sich weiter aus, indem nunmehr der Zungenbeinbogen den Kieferbogen am Cranium befestigt. Dieses Verhältniss führt zu einer Differenzirung des Zungenbeinbogens, dessen oberes Stück zum Hyomandibulare oder Kieferstiele wird, wie oben angeführt wurde. Der Zustand des Kieferbogens vermag somit die Veränderungen des Zungenbeinbogens zu erklären, die also mittelbar von der Art der Nahrungsaufnahme abhängig sind.

6. *Lippenknorpel.*

Diese vor und theilweise auf dem Vordertheile des Kieferbogens liegenden Knorpelstücke sind zuerst durch Cuvier*) näher bekannt geworden. Auch Kuhl**) beschreibt sie genau von Squatina. Am ausführlichsten handelt darüber Joh. Müller, der zugleich in sehr eingehender Weise ihre Deutung erörtert hat. Er hält die Knorpel für unbeständige Theile, welche »nur bei den Chimären und einzelnen Gattungen der Haifische« vorkommen. Eine grössere Verbreitung wird ihnen von Stannius zugestanden, der jedoch ihre Bedeutung nicht näher in Betracht zieht.

Meine Untersuchungen haben mich die Labialknorpel in noch allgemeinerem Vorkommen kennen gelehrt, in manchen Fällen mit bedeutenden Modificationen. Da das Resultat dieser Untersuchungen in den Knorpeln keineswegs »accessorische« Gebilde nachwies, ist eine ausführliche Mittheilung des anatomischen Befundes nothwendig, bevor ich die Deutung der Theile besprechen kann.

Die Lippenknorpel scheiden sich bekanntlich in obere, dem Palato-Quadratum angelagerte, und untere, welche dem Unterkiefer angefügt sind. Bei

*) Mémoires du muséum d'hist. nat., T. I.

**) Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie, II, S. 154, Taf. VIII, Fig. 1.

Digitized by Google

vollständiger Entwickelung dieser Knorpel finden sich jederseits zwei obere, die ich in einen vorderen und hinteren scheide, da sie meist in dieser Lagerung zu einander getroffen werden. Der hintere verbindet sich mit dem jederseits nur einfach vorhandenen unteren, und diese Verbindung trifft meist auf die Mitte einer vom äusseren Integument gebildeten Mundwinkelfalte. »Sie reichen weder bis zur oberen Mittellinie des zahntragenden Knorpels, noch bis zur unteren Mittellinie des Unterkiefers.«

Bei den Notidaniden vermisste ich Lippenknorpel in der Gattung Heptanchus. In der Oberlippe lagert zwar ein einem Labialknorpel sehr ähnlicher Knorpel (Taf. X, Fig. 2 *M*). Derselbe hängt aber mit dem Cranium continuirlich zusammen, ist ein Fortsatz desselben (vergl. darüber oben S. 103), der schon desshalb nicht als Labialknorpel gedeutet werden darf, weil ihn auch Hexanchus besitzt, bei dem noch zwei Knorpel in der Oberlippe vorkommen (Taf. X, Fig. 1 *L L'*). Diese lagern in dem derben Fasergewebe, welches den Wulst der Oberlippe mit der Vorderfläche des Palato-Quadratum verbindet, sind länglich, abgeplattet und mit der schmalen Kante an einander geheftet. Die durch die Verbindung der beiden Knorpelstücke entstehende Platte besitzt am vorderen wie am hinteren Ende einen tiefen Ausschnitt, durch welchen die Verbindungsstelle beider verkürzt wird. Ein anderer kleinerer Ausschnitt findet sich am hinteren Knorpel unmittelbar an dem Verbindungsrande mit dem vorderen Knorpel, der den Ausschnitt zu einem Loche abschliesst. Bei zwei untersuchten Exemplaren boten diese Knorpel ziemliche Verschiedenheit, die sich besonders in der Ausdehnung der Verbindungslinie aussprach. Einen dritten, von dem Meckel*) spricht, und der dem Unterkiefer angehören müsste, kann ich nicht finden.

Sehr mächtig sind die drei Knorpel bei Squatina (Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4), bei welcher sie am genauesten bekannt und auch mehrfach abgebildet wurden, am besten in Cuvier's Règne Animal. Die beiden oberen Knorpel sind da, wo sie dem Gaumenfortsatze aufliegen, etwas verbreitert und an der Innenseite abgeflacht. Auch der untere ist an dem mit dem Unterkiefer angehefteten Ende ähnlich gestaltet. Die Verbindung des hinteren oberen mit dem unteren geschieht durch ein kurzes Ligament. Sie liegt ziemlich weit vor dem Kiefergelenke. Auch der vordere (*L*) ist dem unteren durch einen kurzen Bandstrang nahe an der Verbindung mit dem hinteren angeheftet. Am bedeutendsten ist die Ausbildung der drei Knorpel bei Scymnus (Taf. XI, Fig. 1)**).

*) System d. vergl. Anat. II, I, S. 321.

**) Vergl. auch die Abbildung von C. G. Carus.

Digitized by Google

Der vordere ist zwar kürzer als bei Squatina, aber an seinem oberen Theile stärker. Er besitzt dort eine flache Vertiefung, gegen welche das obere Ende des hinteren gerichtet ist, um welches sich der Knorpel bogenförmig herum legt. Die mit dem hinteren parallele Stellung ist dadurch gestört. Der hintere beginnt etwas verbreitert und ist gleichfalls bogenförmig gestaltet, aber mit nach vorn gerichteter Concavität. Er fügt sich mit einem verdickten Ende dem unteren minder gekrümmten Knorpel an, der mit verbreitertem unteren Ende dem Unterkiefer platt anlagert. Centrophorus und Acanthias besitzen die drei Knorpel in schlankerer Form, der hintere obere ist länger als der untere, mit dem er unmittelbar verbunden ist. Der vordere ist bei Centrophorus (Taf. XI, Fig. 2) gleichfalls von ziemlicher Länge und reicht fast bis zum unteren herab. Bei Acanthias hat er die halbe Länge des hinteren und ist oben plattenförmig verbreitert.

Wie schon Stannius angibt, sind bei Spinax (Sp. niger) zwei Labialknorpel vorhanden, ein oberer und ein unterer. Der obere besitzt eine auffallende Lage. Er ist am Oberkieferknorpel dicht hinter dem Palato-Basalfortsatze befestigt und richtet sich von da aufwärts und nach aussen und hinten. Sein Ende geht in ein in der Mundwinkelfalte gelagertes Band über, welches gerade abwärts zum oberen Ende des unteren Knorpels sich begibt. Ob jener obere Knorpel dem vorderen oder dem hinteren entspricht, ist zweifelhaft. Aus der Bandverbindung mit dem unteren könnte man schliessen, dass er den hinteren vorstelle, der regelmässig mit dem unteren zusammenschliesst. Das verbindende Ligament wäre dann sehr lang geworden. Dieser Deutung steht entgegen, dass auch vom vorderen ein Ligament zum unteren Knorpel sich erstrecken kann (z. B. bei Squatina). Es fehlt nie, wo der vordere Knorpel sehr lang ist. Somit ist aus der Verbindung durch das Ligament die Deutung des Knorpels nicht sicher zu stellen. Dagegen fällt durch zwei andere Thatsachen einiges Licht auf die aufgeworfene Frage. Die erste ist, dass bei einer Rückbildung eines der beiden oberen Knorpel dieselbe häufiger den hinteren trifft. Diess ist bei Galeus der Fall und bei Scyllium. Die zweite Thatsache findet sich bei Cestracion (Taf. XII, Fig. 3), der wieder drei nicht unansehnliche Lippenknorpel besitzt. und danach die Angabe Owen's *), wonach diese Knorpel bei Cestracion vollständig verschwunden (totally disappeared) wären, berichtigen lässt. Der vordere liegt fast horizontal in einer Furche zwischen der Nasenkapsel und dem Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum. Er ist cylindrisch, schwach bogenförmig gekrümmt, mit oberer Concavität. Sein laterales Ende sieht gegen den hinteren bedeutend

*) Odontography, 8. 50.

Digitized by Google

stärkeren Knorpel, mit dem er sich in einem fast rechten Winkel verbindet. Der hintere steht mit dem unteren mehr horizontal gelagerten durch ein kurzes straffes Band in Zusammenhang. Beide die Mundspalte seitlich begränzen helfende Stücke sind weit vom Kiefergelenk nach vorne zu gelagert, so dass nur der schmale schnabelförmig vortretende Theil von beiden Kiefern an der Mundöffnung zum Vorschein kommt (vergl. Taf. IX, Fig. 3). Der mit mächtigen Pflasterzähnen besetzte hintere und höhere Theil von Ober- und Unterkieferknorpel wird diesem Verhältniss der Labialknorpel entsprechend von der Mundspalte ausgeschlossen. Mit Bezug auf das Verhalten bei Spinax niger ist die Richtung des vorderen Knorpels bemerkenswerth. Sie entspricht jener des einzigen oberen bei Spinax und begründet die Aufstellung, dass jener Knorpel bei Spinax gleichfalls den vorderen vorstellt, während der hintere durch den Bandstreif vertreten ist, der zum unteren führt. In gleicher Weise kann auch die Stellung der Knorpel bei Scymnus hieher gezogen werden, so dass also bei einer ganzen Gruppe von Haien der vordere Labialknorpel durch seine von dem hinteren abweichende Richtung ausgezeichnet ist.

Der vordere Knorpel ist bei Galeus der bedeutendste; er reicht fast bis zum unteren hin und lagert sich dabei dicht an den wenig mehr als halb so langen hinteren Knorpel, der nahe vor dem Kiefergelenk mit dem unteren zusammentrifft. Scyllium Sc. catulus) hat den vorderen etwas kürzer, aber breiter. Der hintere ist ein dünnes Knorpelchen, welches dem grösseren unteren inniger als dem vorderen oberen angefügt ist. Meckel und Joh. Müller scheinen diesen rudimentären Knorpel übersehen zu haben. In ähnlicher Weise besitzt ihn auch Pristiurus (Taf. XVI, Fig. 6), wo er dem vorderen so eng anliegt, dass man beide für ein einziges Stück halten könnte. Bei Mustelus (Taf. XII, Fig. 2) gelang es mir so wenig wie den vorgenannten Autoren, zwei obere Knorpel aufzufinden. Da der hintere bereits bei Scyllium und Pristiurus in hohem Grade rückgebildet ist, besteht wohl kaum ein Bedenken, den einzigen oberen von Mustelus als vorderen der übrigen Haie homolog zu betrachten. Auch unter den Carchariae kann ich das bisher nicht gekannte Bestehen von Labialknorpeln erweisen. Es sind bei Prionodon glaucus deren zwei, ein oberer und ein unterer vorhanden, die als sehr dünne Knorpelstäbchen erscheinen. Drei sehr kleine Knorpel kommen in der Mundwinkelfalte von Pr. melanopterus vor. Der untere ist der grösste. Bei Zygaena habe ich Lippenknorpel vermisst.

Bei dieser Verbreitung der Lippenknorpel unter den Haifischen *) muss

*) Bezüglich des Vorkommens der Labialknorpel erwähne ich noch Folgendes. Nach Cuvier kommen bei Centrina nur zwei Labialknorpel vor. Wenn J. Müller (Myxinoiden, I,

Digitized by Google

das fast allgemein angenommene Fehlen dieser Theile bei den Rochen im höchsten Grade auffallend erscheinen. Nach Meckel's und J. Müller's Untersuchungen fehlen die Labialknorpel in den Gattungen Raja, Trygon, Rhynchobatus, Cephaloptera, Myliobatis. Rhinoptera dagegen besitzt nach J. Müller zwei dünne, platte, weiche, rinnenförmige Mundwinkelknorpel, einen oberen und unteren, wovon der eine am äusseren Theil des Oberkiefers nahe am Zahnrande, der andere am äusseren Theil des Unterkiefers befestigt ist. Sie sind »in einem Winkel schief nach auswärts gegen einander gerichtet« und liegen in der Haut des Mundes. Die »eigentlichen Torpedines« entbehren sie. Dagegen sind sie von Henle bei Narcine aufgefunden worden, wo in der Haut der Mundwinkel ein oberer und ein unterer Labialknorpel vorkommt.

Aus dem Vorkommen von Lippenknorpeln bei Narcine folgerte J. Müller, dass die bei Raja in der membranösen Nasenklappe vorhandenen Knorpel, die bereits Cuvier den oberen Lippenknorpeln der Haie verglichen hatte, keine solchen sein könnten, denn es ist bei Narcine (wie bei Scyllium) ausser den Lippenknorpeln ein Nasenflügelknorpel vorhanden. Da dieser letztere in die Nasenklappe eingeht, so muss auch der bei anderen Rochen in der Nasenklappe befindliche Knorpel ein Nasenflügelknorpel sein. Ich glaube, dass J. Müller in seiner Bekämpfung der Cuvier'schen Deutung aus unrichtigen Prämissen folgerte. Er setzt offenbar eine Identität des bei den Rochen und des bei Scyllium und Narcine in der Nasenklappe liegenden Knorpels voraus und betrachtet dabei als »Nasenklappe« sehr verschiedene Bildungen. Es wird zugegeben, dass die Nasenklappe von Narcine und Scyllium homologe Knorpel umschliesst, aber anders ist das bei Raja und Myliobatis. Aus meiner Vergleichung der Nasenflügelknorpel (s. oben S. 97) der Selachier war hervorgegangen, dass dieselben in sehr verschiedenem Grade differenzirt sind, und dass darnach auch das Maass der Betheiligung an der Stütze der Nasenklappe ein sehr verschiedenes ist. Nehmen wir hiezu die schon längst gekannte Thatsache vom Vorkommen mehrfacher Knorpel in dem genannten Theile, so wird ein Auseinanderhalten derselben allein zum Ziele führen können; doch dazu bedarf es der Deutung jener Theile, welche die genaue Prüfung des anatomischen Befundes der fraglichen Gebilde erforderlich macht. Es handelt sich also zuvörderst um jene Knorpelstücke, welche nicht schon als ächte Nasenflügelknorpel erkannt sind.

Bei Raja besteht der von Cuvier den oberen Labialknorpeln der Hai-

S. 134) angibt, dass Carus drei solcher Knorpel bei Centrina fand, so bezieht sich das auf die von Carus und Otto (1827), später (1834) auch von Carus gegebene Darstellung eines Scymnus, der als »Squalus centrina« bezeichnet ist.

Digitized by Google

fische verglichene Knorpel aus zwei Stücken. Ein vorderes ist breit, an seinem vorderen Rande gerade (Taf. XVII, Fig. 1) oder mit einem Ausschnitt versehen (Fig. 1 *L'*). Seitlich läuft es ziemlich verdünnt aus. Es liegt mit seinem hinteren Rande dem Palato-Quadratknorpel an. Das zweite, schmale Stück (*L*) ist dem hinteren Rande des vorhergehenden verbunden. Es liegt näher dem Zahnrande des Oberkieferknorpels. Beide Stücke sind an ihrer dorsalen Fläche durch derbes Bindegewebe zusammengehalten, und werden von demselben Gewebe, das in einen ligamentösen Strang ausläuft, an das Cranium befestigt. Ziemlich verschieden ist das Verhältniss dieser Knorpel bei anderen Rochen. Bei Raja vomer (Taf. XVI, Fig. 7 wird der hintere Knorpel vom breiten Seitentheil des vorderen (*L*) überragt und geht hinter diesem ein eigenthümliches Lagerungsverhältniss ein. Der platte Knorpelstreif (*L**) biegt sich nämlich im scharfen Winkel um und lagert sich nunmehr senkrecht in die Vertiefung zwischen dem hinteren Rand der Nasenkapsel und dem Oberkiefer, verläuft so bis zum lateralen Rande des vorderen Knorpels, von dem er auf dieser ganzen Strecke vollkommen bedeckt wird. An dieser Stelle macht er eine zweite nach hinten gerichtete Biegung und gelangt dadurch mit seiner Fläche an die hintere resp. obere Fläche des vorderen Knorpels, den er mit seinem Endabschnitte seitlich überragt (*L***). An ihrem medialen Ende laufen beide Knorpel je in eine zarte Platte aus, welche in Bindegewebe sich fortsetzt, das an der ventralen Fläche des knorpeligen Rostrums sich befestigt (*l*). Der hintere Knorpel läuft lateral gleichfalls in Bindegewebe aus, das einen zum Unterkiefer verlaufenden Strang formirt. Was die Lagerung dieser Knorpel zur Nasenklappe betrifft, so ist dieselbe in Fig. 7 auf Taf. XVI ersichtlich, wo linkerseits die Umrisse der fraglichen Knorpel ebenso wie die der eigentlichen Nasenflügelknorpel in die unversehrte Nasenklappe eingezeichnet sind. Daraus kann auch das Verhalten der Knorpel von der anderen Raja auf Taf. XVII, Fig. 1 leicht verstanden werden.

In den beiden angeführten Fällen finden wir somit jederseits zwei die Nasenklappe theilweise stützende Knorpel, welche zugleich dem Vorderrande des Oberkiefers angelagert sind und keinerlei directen Zusammenhang mit der knorpeligen Nasenkapsel besitzen. Mit dem bei den Scyllien in die Nasenklappe sich verlängernden Knorpel haben sie nichts gemein, denn jener Knorpel ist nichts Anderes als der modificirte Nasenflügelknorpel der übrigen Haifische. Ich habe denselben auch bei Raja nachgewiesen, wo er im Wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse darbot. Mit seinem in eine Knorpelplatte ausgezogenen medianen Schenkel geht er auch bei Raja in die Nasenklappe ein, und bildet für den oberen, die äussere Nasenöffnung median begränzenden Theil der Nasenklappe eine Stütze. Wenn nun die beiden in den unteren, resp hinteren

Digitized by Google

Abschnitt der Nasenklappe sich verlängernden Knorpel unmöglich den Nasenflügelknorpeln angehören, da diese ja schon vorhanden sind, und da jene jedes unmittelbaren Zusammenhanges mit dem Cranium entbehren, so ist es nothwendig, sie für andere Skelettheile zu erklären. Als solche können nur die Labialknorpel in Betracht kommen. Mit diesen stimmen die fraglichen Knorpel vor allem durch die Lagerung überein, indem sie vor dem Oberkiefer, zum Theil demselben angelagert, sich finden. Eine Modification der Lagerung besteht bei den Rajae darin, dass die Knorpel zum grösseren Theile vom Oberkieferstücke entfernt sind und dem Rostrum sowohl wie dem hinteren Rande der Nasenkapsel nahe lagern. Dieser Umstand ist aus mehreren Momenten erklärbar. Erstlich kann er bedingt sein durch die Verbreiterung der Knorpel, von denen besonders der vordere eine ansehnliche, aber dünne Platte bildet. Zweitens ist die Reduction des Volums des Oberkieferstückes, die geringe Entwickelung seiner Höhe, in Betracht zu nehmen, indem dadurch, dass ein Vorrücken gegen den zahntragenden Rand nicht möglich ist, ein Emporsteigen gegen das Cranium allein übrig bleibt. Endlich kommt als drittes Moment die dem Oberkiefer benachbarte Lagerung der Nasenkapseln hinzu. Das letztere Verhältniss ist namentlich höchst bemerkenswerth im Vergleiche mit Narcine, bei der zwar Lippenknorpel, allein ohne Beziehungen zur Nasenklappe vorkommen. Diese letztere Beziehung wird einfach durch die bedeutende Entfernung der Nasenkapseln vom Mundrande unmöglich gemacht. Was endlich die Gestalt der fraglichen Knorpel angeht, so ist dieselbe angesichts der bei den Haien bestehenden Verschiedenheit kein die Vergleichung störendes Moment, und besonders bei der Berücksichtigung der Gestalt der Labialknorpel bei Hexanchus wird man in den fraglichen Knorpeln der Rajae keine fremdartigen Bildungen finden. Denkt man sich an der Vorderfläche des Oberkiefers einen sich bedeutend verbreiternden Labialknorpel gelagert, so wird derselbe, da die Flächenvergrösserung nicht gegen den Mundrand zu stattfinden kann, nach vorn zu sich ausdehnen müssen und wird mit der Bildung einer von der Nasengrube zum Mundwinkel führenden Nasenfurche median von derselben zu liegen kommen. Indem der mediale Rand dieser Nasenfurche in eine die Furche deckende Membran, einen unteren Theil der sogenannten Nasenklappe, sich erhebt, wird der Labialknorpel in diesen eintreten und der untere resp. hintere freie Rand der bis zum Munde verlängerten Nasenklappe wird eine Art von Oberlippe bilden. Wir erhalten damit den bei Raja bestehenden Befund. Durch den Nachweis des Weges, auf dem die Labialknorpel bei den Rochen Modificationen in der Lage erleiden mussten, wird es ausreichend begründet sein, die in der Nasenklappe von Raja liegenden Knorpel als Labialknorpel zu deuten, und ihre

Digitized by Google

nicht sehr bedeutenden Verschiedenheiten von den Labialknorpeln der Haifische von Anpassungen an die durch die Entstehung der Nasenfurche *) bedingten Veränderungen der bezüglichen Regionen abzuleiten. Von den drei Labialknorpeln der Haie bestehen also bei Raja noch die beiden oberen. Der vordere der Haie wird aber dem hinteren der Rochen entsprechen müssen und der hintere der Rochen dem vorderen der Haie, wie mit Berücksichtigung der geänderten Lagebeziehungen leicht verständlich sein wird.

Die Rajae bieten im Vergleiche mit anderen Rochen den Zustand, in welchem die Labialknorpel noch unschwer von jenen der Haifische abgeleitet werden können. Diess ist nicht mehr möglich bei jenen Rochen, deren Nasenklappe einen am hinteren oder labialen Rande frei herabhängenden Vorhang bildet, wie bei den Myliobatiden. Die laterale Hälfte dieses Vorhangs enthält bei Myliobatis eine in feine Zacken auslaufende Knorpelplatte, die aus einer Umbildung des medialen Stückes des Nasenflügelknorpels entstand (s. oben S. 102). Die mediale Hälfte der Klappe dagegen wird von einem besonderen Knorpel gestützt, der ähnlich wie die äussere Platte gestaltet ist, aber nicht zum Nasenflügelknorpel gehört. J. Müller hat das bereits nachgewiesen. Er erklärt diesen Knorpel, der an einem kleinen zwischen beiden Nasenkapseln vom Cranium abgehenden Knorpel befestigt ist, für verschiedem vom »gewöhnlichen Nasenflügelknorpel«. J. Müller fand denselben Knorpel auch bei Rhinoptera (s. dessen Abbildungen in der vergl. Anat. der Myxinoiden, I, Taf. IX, Figg. 12 u. 13), wo der Knorpel jedoch »bloss in den Vorhang« eingeht. Bei Myliobatis dagegen »geht er auch am oberen, unteren und inneren Theile der Nase her«.

Von diesen Gebilden aus ist eine Verknüpfung mit den Haien unmöglich, und es wird begreiflich, dass J. Müller den medialen Knorpel im Nasenvorhange von Rhinoptera und Myliobatis nicht mit den Labialknorpeln der Haie vergleichen durfte, da er den bei Raja bestehenden vermittelnden Zustand nicht gekannt oder berücksichtigt zu haben scheint. Durch Raja klären sich jene extremen Bildungen auf. Wir dürfen sie aber auch da nicht für sich, sondern nur in Beziehung zur Nasenfurche und der zum »Vorhange« sich differenzirenden

*) Auf die Nasenfurche lege ich hiebei grösseres Gewicht als auf die Nasenklappe, denn durch den Verlauf der ersteren zum Mundwinkel ist die Zutheilung der bezüglichen Knorpel zu dem zwischen beiden Nasenfurchen gelegenen zur Nasenklappe sich differenzirenden Abschnitte des Integumentes zu erklären. Auch wird damit der Einwand beseitigt, dass bei Scyllium eine Nasenklappe ohne Betheiligung der Labialknorpel besteht. Scyllium besitzt keine Nasenfurche. Die Nasenklappe ist ein anderes Gebilde als bei den Rochen, sie repräsentirt einen niederen Zustand, da sie nicht bis zum Mundwinkel reicht und auch median mit der anderseitigen nicht zusammenfliesst.

Digitized by Google

Nasenklappe betrachten. Wenn wir bei Raja erfahren, dass Labialknorpel in die mit der Bildung der Nasenfurche zusammenhängende Nasenklappe gelangen, in deren nicht bedeutende seitliche Zipfel sie einragen, so folgt daraus, dass bei einer medialen Verbreiterung des labialen Endes der Furche die Labialknorpel von ihrer Lagerung vor dem Oberkieferknorpel gelöst werden müssen. Indem die lateralen Zipfel der Klappe auf eine grössere Strecke hin von der Unterfläche des Kopfes sich trennen, kommen die Labialknorpel mehr oder minder vollständig in die Klappe zu liegen. Mit der Verlängerung der labialen Ränder der Klappe und ihrer so erfolgenden Umbildung zum Nasenvorhang wird die Beziehung der damit gleichfalls auswachsenden Knorpel zum Vorhang eine innigere werden. Diess kann aber nur auf Kosten der ursprünglichen Lagerungsverhältnisse geschehen. Je mehr die beiderseitigen Nasenklappen gegen die Medianlinie zu frei werden, um so mehr werden die Labialknorpel in sie eintreten. Es bleibt nun noch zu berücksichtigen, dass bei Raja zwei obere Labialknorpel in die Nasenklappe eingehen, während Myliobatis und Rhinoptera nur einen von einem Labialknorpel ableitbaren Knorpel im Nasenvorhange besitzen. Für die Vergleichung selbst erwächst hieraus keine Schwierigkeit, da auch bei manchen Haien nur Ein oberer Lippenknorpel vorkommt. Es ist aber sogar sicher bestimmbar, dass der in die Nasenklappe übergegangene Knorpel der vordere obere sein muss, denn Rhinoptera besitzt ausserdem noch zwei dem Kieferwinkel benachbart gelagerte Knorpelchen, die J. Müller entdeckt hat. Diese entsprechen den Theilen eines rudimentären Labialbogens. Da dieser nun aus dem oberen hinteren und dem unteren Knorpel besteht, wird der in die Klappe getretene Knorpel nur der obere vordere sein können. Bei Rhinoptera haben sich also die sonst nahe bei einander gelegenen Knorpel gelöst. Die vorderen oberen treten in die Nasenklappe ein, die hinteren oberen wie die unteren erlitten eine Rückbildung. Bei Myliobatis wurden solche Knorpel von J. Müller vermisst, dagegen finde ich ein Gebilde, welches mit dem oberen Mundwinkelknorpel von Rhinoptera übereinzustimmen scheint. Ein plattes Knorpelstäbchen stützt sich schräg gegen den Unterkieferknorpel dicht vor dem Kiefergelenk (*F* in Fig. 6, Taf. IX). Die Verbindung geschieht durch Articulation, und darin liegt ein für die Lippenknorpel neues Verhalten, welches eben dadurch die Vergleichung erschwert. Vom vorderen freien Ende dieses Knorpels geht ein straffes Ligament zur Seitenfläche des Unterkiefers schräg nach vorn herab. J. Müller stellt an derselben Stelle, wo ich den beweglichen Knorpel finde, eine Apophyse des Unterkiefers dar (Op. cit. Taf. IX, Fig. 13 *B F*). Auch dieser Umstand mahnt mich zur Vorsicht, so dass ich für jetzt mich einfach auf das Berichten der Thatsache beschränken muss, wie sie mir in dem einen

Digitized by Google

untersuchten Falle erschien. Was endlich die Verbindung des betreffenden Knorpels betrifft, so ist die Anheftung der medialen Vorhangsknorpel bei Myliobatis und Rhinoptera an ein vom Cranium entspringendes Knorpelchen wiederum von Raja ableitbar, da dort die Lippenknorpel dem Rostrum verbunden sind. Ob aber jenes Knorpelchen als ein Rudiment dieses Rostrums gedeutet werden darf (vergl. oben S. 96), erscheint mir zweifelhaft.

Zwischen die Rajae und die Myliobatiden lassen sich bezüglich des Skeletes der Nasenklappe die Trygones einreihen. Bei Trygon pastinaca vermisste ich zwar einen auf einen Labialknorpel beziehbaren Theil in der Nasenklappe ebenso wie im Mundwinkel, dagegen finde ich bei Tr. tuberculata median von der Nasenklappe ein besonderes Stück, welches ich hieher beziehen zu müssen glaube. Es stellt ein mit dem anderseitigen am schmalen Internasalknorpel befestigtes, schwach bogenförmig nach aussen gekrümmtes stäbchenförmiges Gebilde vor, welches mit seinem freien Ende gegen den medialen Rand des breiten Nasenflügelknorpels stösst (vergl. Taf. XI, Fig. 4 *L*). Obgleich sich dieses Stück nicht sehr schwer aus dem die Mitte der Nasenklappe ausfüllenden Bindegewebe herauspräpariren lässt, erweist es sich doch nicht als hyaliner Knorpel, sondern besitzt die Beschaffenheit von Faserknorpel, wodurch es sich von den homologen Gebilden verschieden zeigt. Ungeachtet dieses Verhaltens stehe ich nicht an, es für einen Lippenknorpel zu halten, da es in allen übrigen Beziehungen einem solchen von Raja gleichkommt. Die bestehende gewebliche Verschiedenheit ergibt sich dann als eine Rückbildung, welche zugleich mit dem Mangel dieses Stückes bei Trygon in Zusammenhang steht *). Denkt man sich dieses Gebilde in ein terminal verbreitertes Knorpelplättchen umgewandelt, so

*) In der geweblichen Veränderung eines Skeletstheiles darf nichts der Deutung des Theiles geradezu Widersprechendes erkannt werden, wobei man sich einfach der zahlreichen Beispiele von jenen Fällen zu erinnern hat, in denen knorpelige Gebilde durch Ligamente, Aponeurosen oder blosse Bindegewebsstränge repräsentirt werden. Aus der grossen Zahl jener Fälle will ich hier nur auf die Umwandlung des interorbitalen Theiles des Craniums in eine sehnige Membran aufmerksam machen, eine Veränderung, die bekanntlich bei sehr vielen Teleostiern besteht. Und doch ist kein Zweifel, dass jene membranöse Stelle ursprünglich knorpelig war und erst durch allmähliche im Laufe von Generationen erlangte Veränderung der Bedingungen in Bindegewebe überging. Solche Modificationen sind für das Verständniss des allmählichen Verschwindens ganzer Skelettheile von grosser Wichtigkeit, indem sie ein Stadium dieses Vorganges repräsentiren, den wir uns leicht auf ein folgendes Stadium, das noch weitere bis zur Unkenntlichkeit der früheren Form führende Rückbildungen mit sich bringt, überleiten können. Man wird sich daraus vorstellen, wie die zum Verschwinden eines Theiles führende Rückbildung nicht immer den Weg der Volumsverminderung beschreitet, wie vielmehr die Gewebsveränderung auch hier eine mindestens ebenso bedeutende Rolle spielt.

Digitized by Google

würde daraus ein genau den Myliobatiden entsprechendes Verhalten hervorgehen, sowie andererseits eine lateral gerichtete Verlängerung den Befund des einen Lippenknorpels der Rajae wiedergeben würde.

Während sich so die Einrichtungen des Skeletes des Nasenvorhanges der Myliobatiden mit jenen der Nasenklappe der Rajae verknüpfen lassen, stellen sich die elektrischen Rochen ausserhalb dieser Reihe. Narcine zeigt in dem Bestehen eines oberen und unteren am Mundwinkel zusammenstossenden Labialknorpels*), dass ein bei den Haien allgemeines Verhalten sich fortvererbt hat, bei Torpedo dagegen sind diese Knorpel verschwunden. Dass in beiden Gattungen kein Labialknorpel in der Nasenklappe gefunden wird, wie ihr denn überhaupt kein anderer als der Nasenflügelknorpel zukommt, wird aus dem Befunde von Narcine begreiflich. Die Genese der Nasenklappe der elektrischen Rochen wird somit eine andere als die bei den nicht elektrischen Rochen sein müssen. Während bei den letzteren die Nasenklappe bis zu dem nahe vor dem Kiefergelenk liegenden Mundwinkel herabgreift und dadurch noch die oberen Labialknorpel mit erfasst, besitzt sie bei Narcine und Torpedo eine geringere basale Ausdehnung, so dass die Labialknorpel der ersteren nicht in Beziehung zu ihr gerathen können. Das Verhalten stimmt mehr mit dem bei den Scyllien überein. Scheinbar besteht auch einige Aehnlichkeit mit dem Nasenvorhang der Myliobatiden. Diese Aehnlichkeit vermindert sich jedoch bedeutend, sobald wir die Nothwendigkeit einsehen, das Nasenvelum der Myliobatiden von jenem der Rajae oder vielmehr von einem diesem ähnlichen Zustande abzuleiten, wie es durch die oben dargelegten Verhältnisse des Velumskeletes bedingt wird. Denn bei den Myliobatiden muss ein Uebergreifen der Nasenklappe über den Rand des oberen Labialknorpels vorausgesetzt werden, wie es bei Raja gewissermassen in einem niederen Stadium sich erhält, während bei den elektrischen Rochen die Klappe dieser lateralen Ausdehnung ihrer Basis schon bei ihrem ersten Erscheinen entbehrt haben muss und als ein internasal näher der Medianlinie wurzelnder Hautfortsatz sich ausbildete. Zwei sehr verschiedene Wege führen somit hier zu einer Einrichtung, die bei bloss äusserlicher Beurtheilung zur Annahme einer Uebereinstimmung verleiten kann.

Der bei den Haien im Ganzen ziemlich gleichförmige Apparat der Lippenknorpel bietet also bei den Rochen eine viel grössere Mannichfaltigkeit und erleidet Umgestaltungen bedeutender Art.

*) Eigenthümlich ist die Spaltung des oberen Knorpels durch einen Einschnitt am oberen Ende in zwei Lappen. Man wird dadurch auf die Vorstellung einer Entstehung dieses Knorpels aus zweien geleitet, als ob die beiden oberen der Haie hier vorlägen. Eine bestimmtere Aeusserung ohne Vornahme einer genaueren Untersuchung muss unterbleiben.

Digitized by Google

Ueber die Deutung dieser Skelettheile hat seit ihrer ersten Beachtung eine ausserordentliche Verschiedenheit der Meinungen obgewaltet. Cuvier erklärte sie für typische Theile des Skeletes und fasst den vorderen der beiden oberen als Praemaxillare auf, den hinteren oberen als Maxillare. J. Müller dagegen betrachtete die Labialknorpel als »nicht zum allgemeinen Plan gehörende Skelettheile«. Er leitete diess aus ihrem Variiren ab und stellte sie »in eine Kategorie mit den Rüsselknochen der Säugethiere, den Penisknochen, den Kiemendeckelknochen der Fische«, »den Beutelknochen, den Zwerchfellknochen und den Herzknochen u. s. w.«, also mit grösstentheils accessorischen Bildungen. Von den Neueren schliesst sich Huxley*) der Müller'schen Auffassung soweit an, als er die Knorpel, wenn auch nur als sehr wahrscheinlich, bloss labialen Gebilden entsprechend ansieht.

Dass die Variabilität dieser Theile nicht gegen ihre Deutung als typische Gebilde aufgeführt werden kann, steht ohne Bedenken sicher, vielmehr setzt gerade die Variation ein hohes Maass von typischem Verhalten, d. h. eine auf frühzeitige Vererbung gegründete Beständigkeit des Vorkommens, voraus, und diesem entsprechen auch die von mir für die Verbreitung der Labialknorpel innerhalb der Selachier gelieferten Nachweise. Einem bei Haien wie bei Rochen bestehenden, bei den letzteren sich unter sehr verschiedenartigen Verhältnissen erhaltenden, somit sehr anpassungsfähigen Organe wird man die Fortsetzung in höhere Abtheilungen nicht ohne die triftigsten Gründe absprechen dürfen. Wenn sich nun bei den Teleostiern, wie bereits Cuvier erkannte, zwei Skelettheile in fast allen wesentlichen Punkten mit den beiden oberen Labialknorpeln in Uebereinstimmung finden, so wird es vielmehr Aufgabe sein müssen, für die bestehenden Differenzpunkte eine Erklärung zu suchen, als ohne diese auf Grund jener Differenz die Zusammengehörigkeit der fraglichen Gebilde einfach zu läugnen. Die wesentlichste Differenz der beiden oberen Labialknorpel der Selachier vom Praemaxillare und Maxillare der Teleostier liegt in den Geweben: Knochen und Knorpel. Wenn es unmöglich wäre, anzunehmen, dass ein auch in seiner ersten Anlage sofort knöchern erscheinender Skelettheil aus einem ursprünglich knorpeligen hervorgegangen sei, so würde auch ich den Gedanken einer entfernten Homologie zwischen dem ersten Labialknorpel und dem Praemaxillare, und dem zweiten Labialknorpel und dem Maxillare für einen grossen Irrthum ansehen. Nun besteht aber nicht nur jene Unmöglichkeit nicht, vielmehr ist sogar durch das Vorkommen einer knorpeligen Grundlage wenigstens an einem jener Knochen der vorerwähnte bedeutendste Differenzpunkt hinweggeräumt. Aber auch im

*) Elements of comparative Anatomy, S. 201.

Digitized by Google

anderen Falle ist seine Bedeutung hier von geringem Werthe, da die Fälle vom Entstehen eines knöchernen Skelettheiles auf knorpeliger Unterlage und der Vererbung des Productes der Ossification unter Rückbildung und Schwinden des Knorpels nicht zu den ganz seltenen gehören.

Auf Grund dieser Thatsachen habe ich die Bedeutung der beiden oberen Labialknorpel der Selachier für das Praemaxillare und Maxillare der Teleostier, und insofern es sich hier um das Entstehen eines knöchernen Skeletelementes handelt, auch der höheren Wirbelthiere, schon früher* gewürdigt, und behalte mir die nähere Darlegung meiner hierauf bezüglichen Untersuchungen für einen anderen Anlass vor. Dagegen ist hier der Ort für die Erwägung eines scheinbar ferner liegenden Verhältnisses, welches dennoch nicht bloss mit der beregten Frage im Allgemeinen, sondern auch mit den Labialknorpeln der Selachier in engem Zusammenhange steht. Es betrifft die Nasenrinne der Selachier und ihre Beziehungen zu Einrichtungen der höheren Wirbelthiere.

Bei einer grossen, die Mehrzahl der Haie umfassenden Abtheilung finden sich die Nasenöffnungen ohne alle Beziehungen zur Mundöffnung, vor der sie mehr oder minder weit gelagert sind. An der medialen Seite werden sie von einem verschieden gestalteten vorhangartigen Fortsatze bedeckt (der Nasenklappe), dessen Beziehungen zum Nasenflügelknorpel oben (S. 97) erörtert sind. Hieher gehören, soweit ich es ermitteln konnte, die Notidaniden, die Dornhaie, die Scymni, ferner die Carchariae und Musteli. Verschieden von dieser Gruppe verhält sich die Familie der Scyllien. Bei einigen derselben besteht nur eine geringe Verschiedenheit von denen der anderen Gruppe, z. B. bei Pristiurus, dessen beiderseitige Nasenklappen durch eine breite platte Fläche von einander getrennt sind (Taf. XVI, Fig. 6). Aehnlich verhalten sich, wie ich aus den von Müller und Henle gegebenen Abbildungen ersehe, noch einige Arten der Gattung Scyllium (z. B. Scyllium Bürgeri und Scyllium africanum). Scyllium catulus besitzt das oberflächliche Internasalspatium zwar noch bis zum Lippenrand intact, aber die beiderseitigen Nasenklappen sind so tief medianwärts eingeschnitten, dass ihr medialer Winkel dem der anderen Seite bedeutend genähert ist. Zugleich ragen die Klappen weit gegen den Lippenrand vor, und die von ihnen bedeckte, gegen die Nasengrube sich einsenkende Fläche ist nur durch eine ganz schmale Strecke vom Rand der Oberlippe geschieden. Scyllium canicula bietet diese Verhältnisse in weiter entwickeltem Zustande dar, insofern die beiden Nasenklappen nur durch eine ganz schmale Strecke von einander geschieden sind (Taf. XVI, Fig. 5). Mit der Durchbrechung dieser trennenden Strecke fliessen

* Grundzüge der vergl. Anatomie, 2. Auflage. S. 635, 645 Anm.

Digitized by Google

beide Nasenklappen in einen einzigen continuirlichen Hinterrand zusammen und bilden je nach der Ausdehnung des freien vorspringenden Randes einen verschiedengradig entwickelten gemeinsamen Nasenvorhang, der bis zur Mundspalte herabreichen kann. Ein wenig ausgebildetes Velum besitzen Scyllium Edwardsii und maculatum. Bedeutender ist es bei manchen anderen Scyllien entwickelt.

Durch den geschilderten Vorgang der Velumbildung werden nicht bloss die Nasenklappen dem Munde genähert, sondern die von der Klappe bedeckte Räumlichkeit dehnt sich dabei von der Nasengrube her gegen den Mundrand zu aus und bildet eine flache oder tiefere Rinne, die von der anderseitigen durch ein verschieden breites Frenulum getrennt ist, oder auch bei bedeutender Kürze jenes Frenulums mit derselben zusammenfliesst. Eine solche Einrichtung kann als eine Weiterbildung des bei den zuletzt aufgeführten Scyllien bestehenden Verhaltens gelten. Sie findet sich bei Chiloscyllium, ähnlich auch bei Stegostoma, bei denen die ziemlich tiefe Rinne zum Mundwinkel herabführt. Entfernter vom Mundwinkel führt sie bei Crossorhinus zum Munde, indem sie den Rand der Oberlippe durchbricht.

Diese Nasenrinne oder Nasenfurche erscheint unter den Rochen allgemein verbreitet. Sehr ausgeprägt ist sie bei den Rajae, meist gerade zum Mundwinkel herabziehend. Durch eine mediale Verbreiterung erfährt die Rinne eine Abflachung, und beiderseitige Rinnen können vor der Mundöffnung zusammenfliessen, was bei einer geringeren Ausbildung des Velums, wie z. B. bei manchen Rhinobatiden, fast zu einem Verschwinden der ganzen Einrichtung führt. Aus demselben Grunde ist auch bei Trygon die Rinnenbildung schwer zu erkennen und ebenso bei Myliobatis. Die ganze Erscheinung erlangt bei diesen den höchsten Grad ihrer Ausbildung und zwar in einem das Verhältniss bei den Rajae weit überschreitenden und es damit unkenntlich machenden Maasse.

Diese mit der Differenzirung einer Nasenklappe beginnende, zum Zusammenfliessen der beiderseitigen Nasengruben mit dem Oberlippenrande führende Erscheinung hat in der allmählich sich ausbildenden Vereinigung jener Theile ihre hauptsächlichste Bedeutung. Besonders bei den Haien ist die Fortsetzung der schleimhautartigen Auskleidung der Nasenrinne auf die Oberlippe deutlich, da sie schärfer als bei den Rochen gegen das übrige, knöcherne Schüppchen tragende Integument contrastirt.

Die Nasenrinne ist bei ihrer innerhalb der Classe der Selachier bestehenden stufenweisen Entfaltung als eine sich hier erst bildende Einrichtung anzusehen. Indem sie einer Anzahl von Familien gar nicht zukommt, wird sie kaum als ein von einem noch niederen Zustande überkommenes Erbstück gelten können.

Digitized by Google

es müsste denn sein, dass sie bei den sie entbehrenden Formen im Laufe der embryonalen Entwickelung wenigstens vorübergehend bestände. Dieser Punkt ist noch nicht hinreichend festgestellt, daher können jene Familien in Bezug auf die Nasenrinne noch nicht unbedingt als niedere Formen gelten.

Bei der Untersuchung der Nasenknorpel habe ich die bezüglichen Befunde als Differenzirungen vorgeführt, durch welche die ursprünglich einfache zur Nasengrube führende Oeffnung sich in zwei Abschnitte sondert und zwei mehr oder minder von einander getrennte Oeffnungen, welche wahrscheinlich in die Ein- und Ausleitung des Wassers sich theilen, hervorgehen lässt. Dabei stellt sich die letztere Function für die mediale Oeffnung dar. Ist dieses richtig, so ist die von dieser Oeffnung sich fortsetzende Nasenrinne gleichfalls an der Ausleitung des Wassers betheiligt, welches dann zum Mundwinkel strömen wird. Wie unbekannt auch die speciellen physiologischen Beziehungen dieser Einrichtung uns sind, so werden solche Beziehungen doch im Allgemeinen gewiss angenommen werden dürfen.

Diese Nasenrinne empfängt eine besondere morphologische Bedeutung durch ihr Bestehen während eines Embryonalstadiums der höheren Wirbelthiere, wo sie in demselben Verhältniss, in dem sie bei vielen Selachiern bleibend sich findet, als vorübergehende Einrichtung seit langer Zeit bekannt ist. Um Bekanntes nicht zu wiederholen, verweise ich auf die embryologischen Monographieen, besonders jene von Rathke, ferner auf Dursy's, die Darstellungen Rathke's bezüglich der Nasengrube modificirende Angaben *), und bemerke nur, dass die Verschiedenheiten bezüglich des oralen Endes der Rinne, namentlich die Betheiligung des sogenannten Maxillarfortsatzes an der unteren Begränzung durch die bei den höheren Wirbelthieren um so viel weiter greifende Differenzirung des Gesichtstheiles des Kopfes bedingt sind. Es ist nur ein verhältnissmässig kurzes Stadium, welches die Vergleichung mit den Selachiern vollständig zulässt, aber mit dem Auftreten des Maxillarfortsatzes endet. Wichtig genug scheint mir, dass ein solches Stadium besteht, welches in seiner Wiederkehr bei den höheren Wirbelthieren, schon von den Amphibien an, als ein vererbter Zustand erklärt werden muss. Dadurch gestaltet sich die Auffassung der embryonalen Nasenrinne anders, als es ohne die Kenntniss der Beziehung zu niederen Zuständen der Fall war, denn eben die Erkenntniss des Vererbungsmomentes benimmt dem Organ seine grob teleologische Bedeutung, mit der man es mit Hinsicht auf die aus ihm hervorgehende Bildung umzog **).

*) Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes, Tübingen 1869.

**) Die teleologische Auffassungsweise der embryonalen Organisation hatte eine gewisse Berechtigung, so lange diese Organisation nur für sich bekannt war und ohne alle Beziehungen zu

Digitized by Google

Aus der erkannten Homologie der Nasenfurche der Selachier mit der gleichnamigen den höheren Wirbelthieren zukommenden Einrichtung ergibt sich für die Nasenknorpel eine wichtige Beziehung, welche mich zum näheren Eingehen auf jenes Organ veranlasst hat. Die Nasenrinne begränzt bei den höheren Wirbelthieren den sogenannten Stirnfortsatz (Fronto-Nasalfortsatz), von dem ein lateraler Schenkel über der Nasengrube hinweg zu ihrem Seitenrande tritt, den seitlichen oder äusseren Nasenfortsatz bildend, indess der medial die Nasengrube begränzende Theil sich auf den medialen Rand der Nasenrinne verlängert und den medialen oder inneren Nasenfortsatz vorstellt. Diese Gebilde sind auch bei Selachiern unterscheidbar. Dem Fronto-Nasalfortsatz entspricht das bei den Scyllien aus den Nasenklappen sich bildende breite Nasenvelum. Den äusseren Nasenfortsatz stellt der den lateralen Theil der Nasenöffnung umziehende, von einem Halbringe des Nasenflügelknorpels gestützte Wulst vor, und als innerer Nasenfortsatz wird der freie Eckzipfel des Nasenvelums zu deuten sein (vergl. hiezu Taf. XVI, Fig. 7).

Während das Nasenvelum der Haie (Scyllien) nichts von den Labialknorpeln mit umschliesst, ebenso wenig wie die Nasenklappen, aus denen es sich entwickelt, so zeigen sich bei den Rochen, wie oben (S. 217) ausgeführt, bestimmte Beziehungen zu den Labialknorpeln. Die beiden oberen Labialknorpel kommen ins Velum zu liegen (Taf. XVI, Fig. 7; Taf. XVIII, Fig. 1). Der zweite obere Labialknorpel wird aber nicht immer vollständig vom Velum umschlossen. Ein Theil davon tritt manchmal lateral über das Velum hinaus in den Boden der Nasenrinne, die er dann noch lateral mit begränzen hilft (Taf. XVI, Fig. 7 L^{**}). Dem Nasenvelum gehört somit streng genommen nur der eine vordere, obere Lippenknorpel an. Er liegt auch bei anderen Gattungen im Velum, so bei Myliobatis und Rhinoptera, rudimentär bei Trygon (Tr. tuberculata).

Wir sehen so einen Lippenknorpel Beziehungen zum Nasenvelum gewinnen, die einen gewissen Grad von Beständigkeit zeigen, wenn sie auch nicht in allen Fällen bestehen, z. B. bei Narcine. Die Erwägung, dass die Bildung

definitiven Organisationsverhältnissen anderer Organismen erschien. Mit der sich aus der vergleichenden Anatomie erschliessenden Erkenntniss letzterer lassen sich die embryonalen Zustände höherer Formen von den bleibenden niederer ableiten und auf Grund der Vererbung erklären. Indem sich dadurch das Auftreten solch' niederer Zustände bei Embryonen höherer Formen verstehen lässt, muss die ihnen zugelegte engere teleologische Bedeutung fallen, und es wird Aufgabe der Embryologie, die von ihr zu Tage geförderten Thatsachen auch in wissenschaftlichen Zusammenhang zu bringen. Diess ist freilich so lange unmöglich, als entwickelungsgeschichtliche Arbeiten, wie es gegenwärtig fast die Regel ist, ohne jede Spur vergleichend-anatomischer Kenntnisse unternommen werden!

Digitized by Google

des Velums eben nicht von den Lippenknorpeln, sondern nur von den Nasenklappen ausgeht, wird jenen Mangel des Durchgreifens der Beziehung ausreichend erklären. Das Velum konnte mit dem Stirnfortsatze der Embryonen höherer Wirbelthiere verglichen werden, und seine Entstehung unter den Haien lehrt die erste Bildung jenes Fortsatzes in der Wirbelthierreihe kennen. Wenn wir nun beachten, dass in dem hinteren, unteren, den Mund mit begränzenden Theile des Stirnfortsatzes der höheren Wirbelthiere ein Knochen auftritt, das Praemaxillare, welches schon bei den Ganoïden und Teleostiern ganz bestimmte Beziehungen zum vorderen oberen Labialknorpel der Selachier besitzt, so gewinnt dadurch die gegebene Deutung der Labialknorpel *) eine neue Begründung.

Wie bei einer Abtheilung der Selachier ein Labialknorpel (Praemaxillar-Knorpel) in's Nasenvelum gelangt, so entwickelt sich in dem dem Velum homologen Theile des Stirnfortsatzes der höheren Wirbelthiere ein knöchernes Skeletstück, welches bei den Fischen mit knöchernem Skelete ein dem ersten oberen Labialknorpel homologes Verhältniss besitzt.

Als Ergebniss dieser Vergleichung tritt in phylogenetischer Beziehung für die höheren Wirbelthiere die Nothwendigkeit der Annahme verwandtschaftlichen Zusammenhanges mit solchen Formen hervor, die bereits einen den Nasenvorhang vorstellenden Stirnfortsatz und zugleich den vorderen oberen Lippenknorpel in demselben wahrnehmen lassen, Befunde, wie sie unter den Fischen eben nur in der Abtheilung der Selachier anzutreffen sind.

Durch das Vorgeführte ward die Verknüpfung der Labialknorpel mit höheren Differenzirungen versucht, im Verfolge einer in aufsteigende Reihe leitenden Bildung. Es bleibt nun noch die Frage übrig, in wie weit die genannten Skelettheile mit einem tiefer stehenden Organisationszustande sich verbinden lassen, insofern sie von einem solchen ableitbar sind. Es handelt sich also um die Entscheidung, ob sie einem System von Skelettheilen angehören,

*) Anmerk. Um dem Vorwurfe zu entgehen, dass ich hier knorpelige Skelettheile (Labialknorpel) mit knöchernen, die bekanntermassen gar keine knorpelige Grundlage besitzen (Praemaxillare) zusammenbringe, muss ich bemerken, dass ich mir die paläontologische Entwickelung des Praemaxillare nicht aus einer knorpeligen Unterlage vorstelle, sondern vielmehr auf einer solchen, wobei die Knochenbildung allmählich sich fortvererbt hat, indess die knorpelige Unterlage — homolog mit dem vorderen oberen Labialknorpel der Selachier — sich rückbildete und endlich gar nicht mehr zur Vererbung gelangt. Die Begründung dieser Auffassungsweise durch Thatsachen mir für eine später zur Publication gelangende Arbeit vorbehaltend, will ich hier nur auf analoge Fälle verweisen, und nenne aus der grossen Zahl derselben die Deckknochen des Schädeldaches, die ursprünglich eine knorpelige Unterlage im Dache des Primordial-Craniums besitzen und mit der Rückbildung dieses Knorpeldaches doch noch fortbestehen.

Digitized by Google

welches in homodynamen Bildungen schon im Skelete der Selachier vertreten ist, oder ob sie Theile sui generis seien. Suchen wir nun aus dem Befunde der fraglichen Theile selbst ihre Bedeutung und Natur zu erkennen.

Ich gehe dabei von den Haien aus, deren Labialknorpel am vollständigsten entfaltet sind. Für das allgemeine Verhalten dieser Knorpel ist die Verbindung des oberen hinteren (oder Maxillar-Knorpels) mit dem unteren (Praemandibular-Knorpel) von grosser Wichtigkeit. Bei einiger Ausbildung stellen beide zusammen einen Bogen vor, der vor dem Kieferbogen lagert. Auch bei Rückbildung des oberen ist das Rudiment sehr häufig noch mit dem unteren Labialknorpel in Zusammenhang. Die Verbindungsstelle liegt genau in gleicher Ebene mit der Kieferarticulation. Wir begegnen also hier, ähnlich wie beim Kiefer- oder beim Zungenbeinbogen, einer Bogenbildung, die sich ausser dem um vieles geringeren Umfang durch den Mangel einer ventralen Verbindung auszeichnet, aber wie der Kieferbogen zur Begränzung des Einganges in die Visceralhöhle dient. In der Bogenbildung erkenne ich einen wichtigen Anhaltepunkt für die Beurtheilung. Diese wird in jenen Knorpeln nicht Theile sui generis finden dürfen, denn der Labialbogen erscheint in Uebereinstimmung mit anderen Bogen des Visceralskeletes, und es ist fast nur der bedeutende Contrast gegen die mächtigen Theile des Kieferbogens, woraus eine andere Meinung entspringen konnte.

Da am Visceralskelete der Selachier zwei Bogensysteme unterschieden worden sind, nämlich äussere und innere Kiemenbogen, so entsteht die Frage, welchem dieser Bogen wir den Bogen der Lippenknorpel zuzählen dürfen.

Für's Erste ergibt sich aus mehreren Thatsachen eine Deutung der Labialknorpel als äusserer Bogen. Für die Kiemenbogen sind äussere Bogen bei den Haien als allgemein bestehende Einrichtungen nachgewiesen worden, auch dem Zungenbeinbogen kommen äussere Bogenstücke, wenn auch sehr häufig als Knorpelrudimente zu. Da nun für den Kieferbogen eine ursprüngliche Function als Kiemenbogen aufgedeckt ward (S. 205), so erscheint es zunächst nicht unwahrscheinlich, dass auch für ihn äussere Bogenstücke bestanden haben werden. Solche Theile könnten nun im Labialbogen vorliegen, dessen Beziehungen zum Kieferbogen überaus klar erscheinen. Als ein bemerkenswerther Umstand für diese Auffassung könnte ferner der mangelnde ventrale Abschluss des Labialbogens angesehen werden. So sehr derselbe gegen die Deutung des Labialbogens als das Homologon eines inneren Kiemenbogens spricht, ebenso sehr ist er der anderen Meinung günstig, da die äusseren Bogen bis jetzt niemals in ventraler Verbindung getroffen worden sind.

Ungeachtet dieser den Labialknorpeln den Rang äusserer Bogenstücke

Digitized by Google

zutheilenden Thatsachen trage ich dennoch Bedenken, jene Deutung ohne Weiteres bestimmt auszusprechen, vielmehr möchte ich die andere Auffassung aufrecht erhalten. Ich begründe sie in folgender Weise: Wenn der Labialbogen aus den Stücken eines äusseren Kiemenbogens sich zusammensetzt, so kann er nur dem Kieferbogen angehören. Die äusseren Kiemenbogen sind stets so gelagert, dass sie die Radien der inneren Bogen umziehen. Die Radien liegen stets zwischen äusseren und inneren Bogen. Die Radien des Kieferbogens sind in den Spritzloch-Knorpeln und in Knorpelstücken, die am Hinterrande des Unterkiefers vorkommen, in rudimentärer Form repräsentirt (s. oben S. 197). Ein dem Kieferbogen angehöriger äusserer Bogen müsste also so liegen, dass jene Radienrudimente zwischen ihm und dem Kieferbogen sich fänden, er müsste folglich hinter dem Kieferbogen angebracht sein. Die Lage des Labialbogens ist aber gerade die entgegengesetzte. Somit dürfte eine Instanz gegen die Deutung des Labialbogens als eines äusseren Bogens gewonnen sein.

Wie die Lagerung, so spricht auch die Verbindung beider Stücke des Labialbogens gegen die oben als möglich aufgestellte Deutung. Die Stücke eines solchen äusseren Kiemenbogens articuliren nie da, wo sie gegen einander treffen, sondern laufen mit ihren Enden stets an einander vorbei, was für die Labialknorpel niemals vorkommt. Endlich ist noch im Vorhandensein eines vorderen oberen Knorpels ein Gegengrund zu finden. Wenn er das obere Stück eines äusseren Bogens vorstellte, so würde diesem der innere Bogen fehlen, und es wäre nicht einzusehen, warum gerade von dem wichtigeren für das Fortbestehen günstiger als der äussere Bogen gelagerten Theile nicht einmal ein Rudiment sich erhalten hätte.

Alle diese gegen die Bedeutung als äussere Bogen sprechenden Thatsachen müssen als ebenso viele positive Argumente für die Bedeutung der Labialknorpel als Homologa innerer Bogen gelten. Nur noch ein Punkt steht im Wege, nämlich der Mangel einer medianen Verbindung der unteren Stücke des Labialbogens. Dieses Verhalten findet seine Erklärung in der voluminösen Ausbildung des Kieferbogens, beziehungsweise der Unterkieferstücke. Wenn wir den Labialbogen als einen ursprünglich dem primitiven Kieferbogen gleichartig sich verhaltenden Bogen uns vorstellen, der wie der letzte seine ventralen Stücke median verbunden hatte, so wird die Ausbildung der Stücke des Kieferbogens nicht ohne Einfluss auf den davor gelegenen Bogen bleiben. Durch die Entstehung des Gaumenfortsatzes am Palato-Quadratum muss der Labialbogen vom Cranium abgedrängt werden, und die mit der Bildung jenes Fortsatzes zusammenhängende Aenderung der Richtung der beiden Unterkieferstücke: der Uebergang aus der Querstellung in die Winkelstellung, wird die unteren Stücke des Labialbogens

Digitized by Google

dem Unterkiefer sich anlagern lassen. Die Beziehung der oberen Lippenknorpel zum Gaumenfortsatze des Oberkieferknorpels hebt sich z. B. bei Squatina (vergl. Taf. XI, Fig. 2; Taf. XII, Fig. 4) sehr deutlich hervor. Bei allmählichem Vorwalten des Unterkiefers geht die Anlagerung in eine engere Verbindung über, und im Verlaufe fernerer Ausbildung des Unterkiefers wird der mediane Zusammenhang der beiderseitigen Labialbogen gelöst, und das untere Stück eines jeden bleibt nur mit dem Unterkieferknorpel seiner Seite in ligamentöser Verbindung. Der zwischen den beiderseitigen Verbindungsstellen liegende Abschnitt der Mandibularknorpel entspricht demnach dem Abschnitte des Kieferbogens, der mit seiner voluminösen Entwickelung und dem Auswachsen nach vorn zu die beiden unteren Labialknorpel aus einander drängte. Somit findet das abweichende Verhalten des Labialbogens eine mechanische Erklärung aus den für den nächstfolgenden Bogen nothwendig vorauszusetzenden Veränderungen. Der Labialbogen stellt sich damit in die Reihe der übrigen Bogen des inneren Visceralskeletes, und lässt uns nur noch die Frage offen, ob er, wie die anderen, gleichfalls als ursprünglich respiratorischer Bogen aufzufassen sei. Diese Frage kann für jetzt nicht entschieden werden. Wir können zwar schliessen, dass aus dem Nachweise der Homodynamie mit dem Kiefer-, Zungenbein- und den inneren Kiemenbogen auch die Wahrscheinlichkeit einer ursprünglich gleichen functionellen Bedeutung hervorgeht, allein die anatomischen Zeugnisse, wie sie für die ursprüngliche Kiemenbogennatur des Kieferbogens in den Radienrudimenten wie in der Pseudobranchie des Spritzloches sich forterhalten haben, fehlen für den Labialbogen gänzlich. Es ist daher jene Frage als nicht entschieden anzusehen. Man könnte meinen, dass durch das Zugestehen der Möglichkeit einer anderen als respiratorischen Bedeutung die Auffassung des Labialbogens als Theil des Visceralskeletes beeinträchtigt würde, ich glaube nicht mit Recht, denn aus der Verbreitung der respiratorischen Function über eine grosse Anzahl von Visceralbogen erwächst noch kein zwingender Grund zur Annahme, dass allen Bogen des Visceralskeletes eine ursprüngliche Verbindung mit Kiemen zukam.

Aus der Deutung des Labialbogens ergibt sich jene für den vorderen oberen Labialknorpel. Er wird das obere Glied eines unvollständigen vordersten Bogens vorstellen, von dem das untere Glied entweder im Laufe der paläontologischen Entwickelung verloren ging, oder auch gar niemals zur Ausbildung gelangt war.

7. *Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung des Visceralskeletes.*

Das gesammte Visceralskelet der Selachier hat eine Reihe von Einrichtungen erkennen lassen, welche eine ursprüngliche Gleichartigkeit der es con-

Digitized by Google

stituirenden Theile beurkundeten. Mit Ausnahme der beiden vordersten Bogen besitzen alle folgenden Beziehungen zu theils mehr, theils minder vollständig erhaltenen Kiemen.

Kiemenlose Visceralbogen sind die Lippenknorpel; der Praemaxillar-Knorpel nur den oberen Abschnitt eines Bogens bildend, der Maxillar-Knorpel dagegen mit dem Praemandibular-Knorpel zu einem Bogen verbunden. Der mangelnde Zusammenhang dieser Bogen mit dem Cranium erklärt sich aus der Differenzirung des Kieferbogens.

Die Ausbildung dieser Bogenstücke ist bei den Haien zwar mannichfach verschieden, und in manchen Fällen sind sie auf unanschnliche Knorpelstäbchen reducirt, aber die Beziehungen zu der Umgränzung des Mundes, besonders zu den Mundwinkeln bleiben allgemein dieselben. Sie ändern sich bei den Rochen, bei denen die Knorpel nur selten vollzählig sind (Rhinoptera) und ebenso selten die ursprüngliche Lagerung behalten. Die oberen gewinnen Beziehungen zur Nasenklappe, die sie theilweise stützen (Raja), oder in die der vordere vollständig eintritt und dabei eine der Modification des sich gleich verhaltenden Theiles des Nasenflügelknorpels ähnliche Umgestaltung erfährt (Myliobatiden).

Von den kiementragenden Visceralbogen sind die beiden vorderen am meisten different geworden, und von diesen wieder der erste, der Kieferbogen, in eminenter Weise. Weniger aus der Gestaltung seiner Theile als aus den ihm zugehörigen Resten von Kiemenstrahlen und der Anlagerung einer auch functionell rückgebildeten Kieme — Pseudobranchie des Spritzloches — konnte die ursprüngliche branchiale Bedeutung dieses Bogens erschlossen werden. Wenn aber der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen entstand, so müssen die ihn in seiner zweiten Function auszeichnenden, mit dieser erworbenen Eigenschaften secundärer Art sein. Die Kieferstücke werden Differenzirungen von Gliedern eines den anderen Kiemenbogen primitiv gleichartigen Bogens sein. Dieser Zustand der Indifferenz ist mit einer Anfügung des Bogens an das Cranium verbunden gewesen, da bei einigen Haien (Notidaniden) eine solche Verbindung besteht. Mit der Ablösung des Craniums bildete sich eine neue Articulation aus, die, am Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum gelegen, sich als später gebildet documentirt, da der Gaumenfortsatz selbst eine Differenzirung des Oberkieferstückes ist.

Mindere Verschiedenheiten von den Kiemenbogen bieten die niedersten bekannten Zustände des Zungenbeinbogens, der gleichfalls seine Verbindung mit dem Cranium beibehält. Durch die Ausdehnung der Stücke des Kieferbogens nach hinten wird der Zungenbeinbogen ihnen angelagert, und daraus entwickeln sich engere Beziehungen beider Bogen zu einander, sowie Sonderungen

Digitized by Google

des Zungenbeinbogens. Das obere Gliedstück desselben verbindet sich enger mit dem Unterkiefer, woraus allmählich ein Gelenk entsteht. Der vom Cranium abgelöste Kieferbogen wird so mittels des oberen Gliedes des Hyoïdbogens am Cranium befestigt. Jenes Glied wird zum Kieferstiel — Hyomandibulare. Das untere Hyoïdbogenstück mit der Copula wird damit vom oberen gesondert, es verbindet sich bei den Rochen mit dem hinteren Rande des Hyomandibulare (z. B. Torpedo), oder löst sich von demselben und tritt in die Reihe der Kiemenbogen. Aus den zwei Gliedern des Hyoïdbogens entstehen also bei den Rochen zwei ganz differente Skeletgebilde. Eine Arbeitstheilung äussert sich am Zungenbeinbogen, der die Kiefer trug und zugleich eine Kieme stützte, sie überlässt erstere Leistung ausschliesslich dem oberen Glied (Hyomandibulare), die andere Leistung ausschliesslich dem unteren, beide zu Umgestaltungen hinführend.

Auch die Kiemenbogen bieten unter sich keine vollkommene Gleichartigkeit, insofern sie von vorn nach hinten an Grösse abnehmen. Am letzten, nur durch Radienrudimente seine ursprüngliche branchiale Function erkennen lassenden Bogen sind zudem durch Anpassungen an benachbarte Organe bedeutende Veränderungen entstanden.

Die Gliederung dieser Kiemenbogen ist eine reichere, da oberes und unteres Glied wieder je ein neues Stück von sich gesondert haben. An die Stelle der zwei Glieder von Kiefer- und Hyoïdbogen treten vier Glieder an jedem Bogen auf. Nur der letzte besitzt eine geringere Zahl. Das einzige ventrale Glied desselben empfängt bei vielen Haien Verbindungen mit dem Herzbeutel und erreicht mit seinem hinteren Ende den Schultergürtel. Bei den Rochen bildet sich das letztere Verhältniss vorwiegend aus, so dass dadurch der gesammte Kiemenapparat am Schultergürtel sich befestigt.

Unpaare Verbindungsstücke (Copulae) kommen nur dem Hyoïdbogen und den Kiemenbogen zu. Das erstere ist bei den Haien constant, erscheint bei den Rochen schwächer oder verschwindet gänzlich (Torpedo). Von den Copulae der Kiemenbogen gewinnt die hinterste allmählich die Gestalt einer breiten Platte, die vorderen erleiden bei den Haien bedeutende Reductionen, sind bei manchen (z. B. Scyllium) ganz verschwunden, so dass die letzte Copula die Copularglieder der meisten Kiemenbogen (3) aufnimmt und ausserdem das ventrale Glied des letzten Bogens trägt. Die dadurch wachsende Bedeutung der letzten Copula prägt sich an dem Volum wie an der Gestalt dieses Skelettheiles aus. Die Copularien verbinden sich inniger mit der Copulaplatte (Rhynchobatus) und bilden für die auf ihnen verlaufenden Kiemenarterien gefurchte Wege. Diese wandeln sich unter Verschmelzung der Copularia mit der Copulaplatte theilweise in Canäle um (Pristis), oder bleiben als seichte Furchen auf dem durch jene Verschmelzung

Digitized by Google

entstandenen grossen Verbindungsstücke der sämmtlichen Kiemenbogen unterscheidbar (Trygon, Myliobatis). Somit persistirt allgemein eine Copula, die nach dem allmählichen Schwinden der übrigen auch noch Theile der Bogen in sich aufnimmt und dadurch einen neuen Skelettheil vorstellt. Diese Modificationen des Copularsystems stellen sich als Anpassungen an die Circulationsorgane, vorzüglich an Herz und die Kiemenarterien heraus.

Für die Auffassung des Kieferbogens als eines mit den Kiemenbogen homodynamen Gebildes bleibt in Beziehung auf das Verhalten zum System der Copulae eine Lücke bestehen, die auch für die Labialbogen nicht zu verkennen ist. Diese Bogen zeigen keinerlei Verbindungen mit unpaaren Copulae. Für

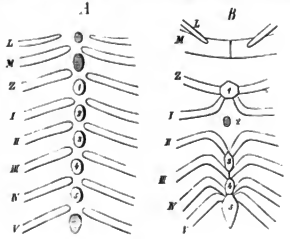


Fig. 2.

die bleibenden Branchialbogen waren Copulae immer zwischen je zweien derselben vorhanden, und wie sie auch modificirt waren oder sich mit der Ausbildung der letzten an Zahl reducirten, so konnten sie doch bei einem Theile der Haie nachgewiesen werden und liessen in ihrer Vollständigkeit den primitiven Zustand erkennen. Die Copula des Zungenbeinbogens bildet dabei die erste der Reihe. Dass sie dem Zungenbeinbogen und dem ersten Kiemenbogen zugleich zukommt und nicht etwa dem Zungenbeinbogen und dem Kieferbogen, wie man aus dem Bestehen eines nach vorn zu, also gegen den Kieferbogen gerichteten Fortsatzes der Copula folgern könnte, ist oben zur Genüge dargethan. Wenn wir also den ursprünglichen gleichartigen Zustand der sämmtlichen Bogen uns wie in obenstehender Figur *A* vorstellen und ihn mit dem differenzirten in Fig. *B* vergleichen, so fehlt die Copula zwischen Zungenbeinbogen (*Z*) und Kieferbogen (*M*), sowie eine solche auch zwischen dem letzteren und dem Labialbogen (*L*) mangelt.

Digitized by Google

Dass Copulae einer vollständigen Rückbildung erliegen können, hat die Vergleichung gezeigt, sie hat das ganz deutlich im Falle von Cestracion erkennen lassen, wo ein allen übrigen Haien fehlendes Rudiment einer Copula sich vorfand (S. 141). Wir werden also das erweisbare Verhältniss auch für andere Copulae postuliren dürfen, deren Voraussetzung durch den aus der Vergleichung ersichtbaren Charakter der bezüglichen Bogen nöthig ist. Diese Vermuthung gewinnt an Sicherheit, sobald der Mangel aus einer erklärbaren Rückbildung ableitbar ist. Erklärbar ist aber die Rückbildung der gedachten Copula aus der Differenzirung des Kieferbogens zu einem von den übrigen Bogen functionell selbständig entfalteten Gebilde, dessen Actionen einen durch eine Copula vermittelten Zusammenhang mit dem Hyoïdbogen ausschliessen. Aehnliches gilt auch für den Labialbogen.

Die Kiemen tragenden Visceralbogen sind durch den Besitz von knorpeligen Strahlen ausgezeichnet. Sie finden sich rudimentär als Spritzlochknorpel am Kieferbogen, in Beziehung zum oberen Stücke, dem Palato-Quadratum. Dass auch auf das untere Stück dieses Bogens die Kieme sich fortsetzte, lehren Radienrudimente, die, wenn auch selten, dem hinteren Rande des Unterkiefers angefügt sind (Scyllium, Pristiurus). Die Radien der Spritzlochkieme bestehen bei einigen Haien in mehrfacher Zahl, bei den meisten ist nur einer vorhanden, der dann in eine breite Platte umgewandelt ist. Dieselbe gewinnt bei den Rochen an Ausdehnung. Die Beziehungen zum Palato-Quadratum treten in den Hintergrund, und der Spritzlochknorpel kann sogar mit dem Hyomandibulare sich verbinden (Zitterrochen).

An den persistirende Kiemen tragenden Bogen bleiben die Radien vollständiger. Die des Zungenbeinbogens sind bei den Haien differenzirter als die der Kiemenbogen. Sie bilden häufig Platten, welche in einzelne strahlenartige Fortsätze auslaufen. Die mächtigere Entwickelung der Hyoïd-Radien entspricht der erhöhten Leistung, welche vom Deckel der ersten Kiemenspalte gefordert wird. Bei den Rochen sind die Radien am Hyomandibulare des Hyoïdbogens verschwunden, da das untere Bogenstück an dem sonst Radien tragenden Rande emporgerückt ist.

Die Radien der Kiemenbogen sind an allen ziemlich gleichartig, nur am letzten erscheinen sie rudimentär und deuten darauf hin, dass hier eine Kieme verloren ging. Sie stellen mehrere kleine Knörpel vor (Scyllium), von denen einer in ein längliches grösseres Stück umgebildet eine allgemeinere Verbreitung besitzt. Den Rochen fehlen auch diese Reste. Dagegen sind bei manchen Rochen die Radien der fungirenden Kiemenbogen terminal in Platten verbreitert, durch welche die Kiementasche in grösserer Ausdehnung gestützt wird.

Digitized by Google

Diese Bildung erscheint als eine Compensation des verlorenen äusseren Kiemenskeletes.

Das äussere Kiemenskelet ist ohne unmittelbaren Zusammenhang mit dem inneren, obgleich die oberen Enden der oberen und die unteren der unteren Stücke den bezüglichen Theilen der inneren Kiemenbogen nahe gelagert sind. Es besteht aus oberen und unteren Knorpelspangen, die bei bedeutenderer Ausbildung einander erreichen und mit den Enden an einander vorbei laufen. Diese Bildungen kommen allen persistirende Kiemen tragenden Bogen zu, also dem Hyoïdbogen und den Kiemenbogen mit Ausnahme des letzten. Im Ausbildungsgrade dieser äusseren Bogen bestehen viele bis zur gänzlichen Rückbildung führende Stufen. Rudimente kommen unter den Rochen nur Rhynobatus zu, den übrigen fehlen auch diese. Der Mangel dieses äusseren Bogensystems leitet sich bei den Rochen von der Rückbildung der äusseren Kiemenspalten ab, welche nur ventral sich öffnen.

Die mannichfaltigen Bogen des ausgebildeten Visceralskeletes der Selachier verweisen in ihren Einrichtungen auf eine allen zu Grunde liegende gemeinsame Grundform. Die verschiedenartigen Zustände sind Differenzirungen dieser Grundform. Diese Differenzirungen sind am bedeutendsten am Vordertheile des Visceralskeletes, jenem, der durch äussere Bedingungen hervorgerufenen, auf Anpassungen beruhenden Umänderungen am meisten ausgesetzt sein musste. Auch am hinteren Ende des Visceralskeletes trifft man wieder auf bedeutendere Modificationen; sie erklären sich wieder aus Anpassungen, die der hier beginnende Rumpftheil des Körpers durch Anfügungen von Muskelmassen etc. einleitete.

Eine Uebersicht der sämmtlichen Bogen mit ihren hauptsächlichsten Differenzirungen drückt deutlich jenes Verhältniss aus.

Ursprüngliche Form.	Umgewandelte Form.	Oberes Glied	Unteres Glied
1. **Visceralbogen**	1. **Labialbogen**	Praemaxillarknorpel	fehlt
2. - -	2. - -	Maxillarknorpel	Praemandibular-Knorpel
3. - -	**Kieferbogen**	Palatoquadratum od. Oberkieferknorpel	Unterkiefer oder Mandibularknorpel
4. - -	**Zungenbeinbogen**	Hyomandibulare	Erster Kiemenbogen der Rochen
5. - -	1. **Kiemenbogen**	In je zwei Stücke gesondert, davon nur die mittleren Radien tragen.	
6. - -	2. - -		
7. - -	3. - -		
8. - -	4. - -		
9. - -	5. - -	rudimentär	Cartilago subpharyngea.

Digitized by Google

Das gesammte Bogensystem des secundären Visceralskeletes erscheint als ein Sonderungsproduct aus einem ursprünglich gleichartigen Zustande seiner Folgestücke. Entweder alle Bogen, was jedoch nicht erweisbar ist, oder doch die meisten, was bewiesen werden kann, trugen Kiemen. Die Gleichartigkeit der Function lässt auf gleichartiges morphologisches Verhalten schliessen.

Der erste der kiementragenden Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine beiden Glieder bildeten sich zu den Kieferstücken um, auf deren Rändern der Integumentüberzug seine Hartgebilde zu voluminöseren, aber die ursprüngliche Textur im Wesentlichen beibehaltenden Bildungen, den Zähnen, umgestaltete *). Diese Umwandlung eines Visceralbogens in den Kieferbogen kann nicht ohne entsprechende Veränderungen der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Muskulatur, gedacht werden. Dadurch vergrössert sich das Gesammtvolum des Bogens und wirkt hemmend auf das Fortbestehen der hinter ihm gelegenen Kiemenspalte, deren unterer Abschnitt sich schliesst. Nur der obere Abschnitt jener ersten Kiemenspalte erhält sich und wird als Spritzloch-Canal vererbt, dessen respiratorische Bedeutung verloren geht. Das Kiemenrudiment geht in die Pseudobranchie über. Da bei Embryonen nur das allerdings sehr grosse Spritzloch und nicht eine längs des ganzen Hinterrandes des Unterkiefers sich erstreckende Kiemenspalte angelegt wird, muss geschlossen werden, dass die Obliteration des unteren Abschnittes der Spalte sich sehr frühzeitig einleitete. Dass die Ausdehnung bestand, beweisen die Radienrudimente am Unterkiefer.

Wie die phylogenetische Entwickelung des Kieferbogens auf die erste Kiemenspalte Einfluss übte, so äussert sich ein solcher auch auf die vorderen

*) Die erste Entstehung der Zähne der Selachier aus dem die Kiefer überkleidenden Integumente ist als ein Vorgang aufzufassen, bei dem bereits schon vorhandene und allgemein verbreitete Bildungen, die knöchernen Schüppchen nämlich, in eine neue, durch die Differenzirung der Kiefer selbst bedingte Function treten und alsdann selbständig sich weiter bilden. Dass die knöchernen Schüppchen nicht bloss in ihrer Textur, sondern auch ihrer Gestalt nach mit den Zähnen übereinstimmen, ist längst bekannt. Dazu kann ich noch fügen, dass sie ganz auf dieselbe Weise sich entwickeln. Bei den meisten Selachierzähnen ist es auch nur das Volum, welches als Differenz von beiderlei Gebilden auftritt. Darauf stütze ich aber nur zum Theil meine Auffassung von der ersten Genese. Anderentheils fusst sie auf der Thatsache, dass die die Mundhöhle auskleidende Membran bei nicht wenigen Haien dieselben Zähnchen trägt wie das äussere Integument, dass sie also formell eine Fortsetzung desselben darstellt. Die Ausdehnung einer Zähnchen tragenden Membran von der Oberfläche des Körpers in die Mundhöhle ist also etwas Gegebenes. Daraus entsteht die Folgerung, dass die über die Kieferränder sich erstreckenden Zahngebilde sich in Anpassung an die neue Function weiter entwickelten als die anderen, und dadurch die Verschiedenheit von Schüppchen und Zähnen hervorriefen (vergl. S. 11).

Digitized by Google

Bogen. Sie ordnen sich dem mächtigen Kieferbogen unter, gestalten sich zu blossen Anhängen desselben, den Lippenknorpeln.

Der vierte primitive Visceralbogen verliert zwar seine Beziehung zu den Kiemen nicht ganz, aber sein oberes Stück gewinnt Verbindungen mit dem Kieferbogen, wie auch das untere Glied durch mächtigere Ausbildung der Copula in geänderte Verhältnisse tritt. Die übernommenen Leistungen sind mannichfache, da aber die Copula die Stütze der Zunge abgibt, wird der Bogen als Hyoïdbogen unterschieden.

Mehr gleichartig differenziren sich die vier folgenden Visceralbogen, welche Stützen der Kiemen bleiben und mit diesen ihrer Bedeutung gemässe Ausbildungen erfahren. Es sind die ausschliesslich als Kiemenbogen fortbestehenden Theile des Visceralskeletes, indess der letzte, neunte Visceralbogen in andere Verwendung tritt.

Ob die Zahl der Visceralbogen sich auch ursprünglich hiemit beschränkte, oder ob sie allgemein eine grössere war, wie sie es noch bei den Notidaniden ist, oder vielleicht diese noch übertraf, kann nicht sicher erwiesen werden.

Dritter Abschnitt.

Bemerkungen über das Gewebe des Kopfskeletes.

Von den auf die Textur des Kopfskeletes bezüglichen Verhältnissen will ich einige der Punkte hervorheben, welche von allgemeinerer Bedeutung sind und besonders auf jene Fragen sich beziehen, welche ich mir in dieser Arbeit als Ziel steckte. Dass ich dabei nicht Alles berührte, was Diesem oder Jenem wichtig scheinen könnte, ist zwar selbstverständlich, sei aber hier ausdrücklich erwähnt. In der Consistenz des das Kopfskelet zusammensetzenden Knorpelgewebes finde ich bei Hexanchus die Eigenthümlichkeit, dass dieselbe viel weicher ist als bei anderen Haien. Das Cranium theilt dieses Verhalten mit dem Visceralskelet und an ersterem ist es der Ethmoidalabschnitt, an welchem die weiche Beschaffenheit einen hohen Grad erreicht. Diese Erscheinung trifft nicht etwa auf Rechnung der geringeren perichondralen Verkalkung, von der später gehandelt werden soll, sondern findet sich am eigentlichen hyalinen Knorpel. In gemindertem Maasse besteht sie auch noch bei Heptanchus, besonders am Visceralskelet, doch ist die Consistenz hier mehr im Anschlusse an die anderen Haie.

Digitized by Google

Wie bereits Leydig, der mit den Geweben der Selachier vertrauteste Forscher, gefunden hat, ist der Knorpel »fast durchweg hyaliner oder ächter Knorpel«, in welchem die Formelemente in verschiedenem Maasse vertheilt sind. Die Form und Anordnung der Zellen ist sehr verschiedenartig. Einmal bestehen rundliche oder längliche Knorpelzellen in regelmässigen Abständen, die bekannten Theilungszustände darbietend. Das Protoplasma der Zellen findet man meist auf ein Klümpchen zusammengezogen, welches auch den Kern umschliesst, und ausserdem noch einige Körnchen. Seltener finden sich grössere Körner, am seltensten Fettträpfchen, welche Leydig nur einmal (bei einem sehr grossen Galeus) sah. Die Wandungen der Knorpelhöhlen sind in der Regel sehr schwach markirt, so dass es oft schwer ist, den ursprünglichen Contour der Zelle zu bestimmen. In vielen Fällen finde ich die runden Knorpelzellen in kleine Häufchen gruppirt, die durch reichere Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. Die Gruppen zählen 4—12 Knorpelzellen. Zuweilen sind sie ganz regelmässig angeordnet, z. B. im Knorpel der Schädelbasis von Galeus. Eine andere Form sind langgestreckte Zellen, bald kürzer, bald länger, bald an einem Ende etwas verbreitert, bald mehr in der Mitte, da, wo der Kern liegt, spindelförmig verdickt. Sie besitzen nicht selten eine entschiedene Bandform, was bei etwas spiralig gedrehten Zellen leicht zu erkennen ist. Am verbreitetsten ist diese Zellenform bei den Notidaniden, wobei jedoch auch noch die anderen Formen vorkommen, sowie auch andere Haie wieder an verschiedenen Stellen dieselben Formen besitzen, z. B. Scymnus, Centrophorus, Cestracion. Bei bedeutender Länge dieser Zellen gehen daraus Formen hervor, welche Leydig *) beschrieb und abbildete, und die zuweilen in weiten Abständen mehrere Kerne enthalten. Die Lagerung der gestreckten Zellformen findet sich in den verschiedensten Richtungen, so dass sie sich mannichfach zu durchkreuzen scheinen. Ein wirkliches Netz bilden sie jedoch nicht, so dass ich die von dem genannten Autor ausgesprochene Meinung, dass durch diese »Knorpelcanäle« das »eingesickerte Plasma sanguinis nach allen Seiten hin sich bequem verbreiten könne«, nicht unbedingt theilen möchte. Da die Zellen die bezüglichen Räume im Knorpel genau ausfüllen, kann auch nicht gut von »Knorpelcanälen« die Rede sein. Wahrscheinlich bezieht sich die Angabe von Valenciennes **), dass im Kopfknorpel von Cestracion eine eigenthümliche der Kerne entbehrende Zellenform vorkomme, auf jene langen Zellen, doch ist auch eine Verwechselung mit anderen

*) Beiträge zur mikroskop. Anatomie der Rochen und Haie, Leipzig 1852.

**) Archives du Muséum, T. V, Paris 1851. Recherches sur la structure du tissu élémentaire de cartilages des poissons et des mollusques.

Digitized by Google

Gebilden möglich. Solche Knorpelzellen, wie sie der genannte Autor beschrieb, finden sich auf keinen Fall bei Cestracion vor. Das von mindestens acht verschiedenen Stellen des Craniums untersuchte Knorpelgewebe bot zwar nach den Regionen verschiedene Gestalten der Zellen, aber nirgends eine mit jener Angabe übereinstimmende Form.

Endlich besteht noch eine dritte gleichfalls schon von Leydig beschriebene Form von Knorpelzellen, jene, welche sich durch den Besitz mehrfacher Ausläufer auszeichnet. Zellen mit drei oder mehr Fortsätzen finden sich seltener mit den rundlichen oder ovalen Formen zusammen, wie ich es z. B. im Rostrum von Scymnus treffe, häufiger kommen sie an solchen Partieen vor, welche langgestreckte Zellen aufweisen, und da können sie in sehr mannichfaltiger Gestaltung auftreten.

Von diesen Formen finde ich bei den einzelnen Arten der Selachier keine einzige ausschliesslich vor. Die Notidaniden und Dornhaie, welche mit Scymnus die langgestreckten und ramificirten Zellen noch am verbreitetsten besitzen, lassen wieder zahlreiche Stellen auffinden, wo die einfachere Zellenform herrscht, und andererseits finden sich bei den übrigen Haien zwischen den rundlichen Zellformen langgestreckte und verästelte.

In der Gruppirung der Knorpelzellen bieten sich ausser der bereits erwähnten Bildung von Häufchen noch mancherlei andere Modificationen, die sich gleichfalls von der Art der Vermehrung ableiten lassen. Eine solche Form der Anordnung wird durch das engere Beieinanderstehen von Gruppen von Knorpelzellen gebildet. Jede Einzelgruppe begreift gegen 15—20 Knorpelzellen, die durch spärlichere Intercellularsubstanz von einander getrennt sind. Eine Anzahl solcher Knorpelzellenhaufen bildet dann wieder einen Haufen, der von den benachbarten durch Intercellularsubstanz geschieden ist, welche reichlicher ist als die, welche die kleinsten Häufchen sondert. Bei schwacher Vergrösserung eines dieses Verhalten darbietenden Knorpelschnittes ergibt sich ein zierliches helles Netz, dessen dunklere Maschenräume je durch zahlreiche (15—25) Haufen von Knorpelzellen eingenommen sind. Ich finde solche Anordnung im Labialknorpel von Raja, ähnlich auch bei Torpedo marmorata (im Hyomandibulare). Die Entstehung dieser Gruppirung kann man gegen die Oberflächen der bezüglichen Skelettheile nicht unschwer verfolgen. Die Zellen der kleineren Häufchen nehmen an Zahl ab, und endlich findet man solche Häufchengruppen, in denen nur 2—3 Zellen beisammen stehen, oder wo auch nur eine einzelne Zelle an der Stelle eines Häufchens sich findet. Im letzteren Falle ist die Häufchengruppe zu einer einfachen Zellengruppe geworden. Auch diese kann man noch auf einfachere Zustände verfolgen, indem man dieselbe Erscheinung, welche die Häuf-

Digitized by Google

chengruppen reducirt, an den Häufchen wahrnimmt, bis man endlich an der Oberfläche nur einzelne ziemlich gleichmässig vertheilte Zellen vorfindet. Auf diese Anordnung möchte ich auch die von Valenciennes bei Raja clavata (l. c. S. 14, Pl. XXI, Fig. I) dargestellten Befunde beziehen. Die buchtig abgegränzten grossen Zellen, welche von der Oberfläche des Innern des Craniumknorpels weiter entfernt sind, kann ich nur als Knorpelzellenhaufen verstehen, die in Gruppen angeordnet sind. Die Verschiedenheit der von mir beschriebenen Form liegt dann vorzüglich in der bei R. clavata viel geringeren Zahl der primären Haufen. Von Leydig werden ähnliche Zellenhaufen bei R. clavata beschrieben, aber mit der Eigenthümlichkeit, dass die Gruppen von Knorpelzellen in netzartig verbundene Linien gereiht erschienen, »so dass das Gesammtbild einem Vorläufer von den den Knorpel durchziehenden Canälen verglichen werden konnte«.

Während die Entstehung dieser Häufchen- und Gruppenbildung durch eine nach verschiedenen Richtungen stattfindende Theilung der Knorpelzellen nachzuweisen ist, so dass jedes Häufchen aus einer einzigen Zelle hervorging, die wiederum mit den Stammzellen der übrigen zu einer Gruppe vereinigten Häufchen eine gemeinsame Mutter besass, findet sich eine andere Art der Gruppirung, durch die nur nach einer constanten Richtung erfolgende Zelltheilung dargestellt. Ich finde dieses Verhalten bei Raja (im Rostrum). Ovale oder langgestreckte Zellen sind in Linien angeordnet, der Art, dass die Längsaxen der an einander gereihten Zellen zusammenfallen. Die so dargestellten Reihen zählen 2—8 einzelne Zellen, manchmal auch eine grössere Zahl. Bei einigen derselben bemerkt man immer eine beginnende Theilung, andere derselben Reihe zeigen sie weiter vorgeschritten, kurz man gewinnt sehr bald die Belege für die Auffassung der Entstehung sämmtlicher einer Reihe angehöriger Zellen aus einer einzigen. Die Reihen durchkreuzen sich in verschiedener Richtung und geben bei schwacher Vergrösserung das Bild eines Netzes. Bei Anwendung stärkerer Objective überzeugt man sich dagegen von dem mangelnden Zusammenhang der Enden der Zellenreihen unter einander. Gegen die Mitte der Rostrumlänge nehmen die Reihen eine regelmässigere Anordnung ein, sie sind deutlich senkrecht gerichtet. An jeder Reihe sind oft wieder engere Gruppen unterscheidbar. Aehnliche Zellenreihen finden sich bei Torpedo und zwar in den Kiemenbogen. Die Zellenzüge sind jedoch aus einer geringeren Zellenzahl zusammengesetzt und erscheinen schwach gekrümmt.

Die im Allgemeinen hyaline Intercellularsubstanz des Knorpels zeigt sowohl bezüglich ihrer Mächtigkeit, wie auch durch mannichfache Differenzirungen eine grosse Mannichfaltigkeit. Sehr spärlich finde ich sie in den

Digitized by Google

Radien von Torpedo *), wo sie auch noch andere Eigenthümlichkeiten besitzt. Allgemein ist sie gegen die Oberfläche der Skelettheile zu weniger mächtig als im Innern, so dass die Knorpelzellen dadurch peripherisch dichter gelagert erscheinen, während sie im Innern, eben im Zusammenhang mit der reicheren Intercellularsubstanz weiter von einander entfernt sind. In letzterer Beziehung finde ich das Extrem bei Squatina vor, deren Schädelbasis bei stärkerer Vergrösserung nur einige Knorpelzellen im Sehfelde erscheinen lässt.

Von den Veränderungen der Intercellularsubstanz erwähne ich zunächst das Auftreten von feinen, wie aus Körnchen zusammengesetzten Streifen, durch welche die bezüglichen Stellen dem blossen Auge matt und getrübt erscheinen. Solche Stellen fand ich vereinzelt auf Schnitten der Schädelbasis von Scymnus, seltener bei anderen Haien. In den durch weiss-gelbliche Färbung ausgezeichneten Kiemenstrahlen von Torpedo ist die ganze Intercellularsubstanz in dieser Veränderung begriffen, aber die feinen Punkte stehen nicht reihenweise, sondern sind gleichmässig vertheilt.

Andere Veränderungen bestehen in der Sonderung einzelner den Knorpel auf grösseren oder kleineren Strecken durchsetzender lamellenartiger Gebilde, ähnlich den Spaltungsflächen von Krystallen. Sie verlaufen, bald durch grössere Helle, bald durch etwas dunklere Beschaffenheit je nach ihrer Stellung, von der übrigen Intercellularsubstanz verschieden, meist in schwachen Biegungen und halten mehrentheils eine ziemlich parallele Richtung ein. Ob sie wirkliche Lamellen einer anders zusammengesetzten Substanz oder blosse Zerklüftungsflächen sind, darüber bin ich nicht völlig ins Reine gekommen. Für die Lamellennatur, d. h. für die räumlich gesonderte Existenz dieser Gebilde, spricht das Vorkommen anderer wie Faltungen oder Faserzüge sich ausnehmender Differenzirungen, welche in jene breiteren lamellenartigen Gebilde übergehen, aber durch die controlirende Prüfung auf Querschnitten sich körperlich nachweisen lassen. Wo diese Faserzüge vorkommen, durchsetzen sie die Dicke des betreffenden Theiles; am Cranium trifft man sie häufiger (z. B. bei Hexanchus in der Labyrinth-Region), seltener am Visceralskelet. Sie sind bald in Büscheln, bald mehr vereinzelt zu finden. Manchmal löst sich ein Faserbündel auf, einzelne Fasern treten wieder zusammen, andere theilen sich, verlaufen gerade oder geschlängelt. Dazwischen liegen Knorpelzellen, von denen manchmal der Anschein erzeugt wird, als ob die Faserbänder ihnen angehörten, was bei genauerer Untersuchung

*) Der gesammte Schädelknorpel sowie der des grössten Theiles des Visceralskeletes zeigt in der von mir näher untersuchten T. marmorata eine blassviolette Färbung, die sowohl der Intercellularsubstanz als den Zellen zukommt.

Digitized by Google

nicht der Fall ist. Einzelne der Fasern lösen sich zuweilen in feinere auf, die nach und nach wieder in feinste Fibrillen sich spalten, so dass dadurch das Bild einer reichen Verästelung entsteht. Die Verzweigung richtet sich nach der Oberfläche des Knorpels. Eine Modification ergibt sich durch die Ausprägung der Netzform, und daran lässt sich dann eine fernere Differenzirung der Intercellularsubstanz anschliessen, deren Product aus sehr blassen Fasern besteht. Dieselben theilen sich unter sehr verschiedenen Winkeln, und bilden, sich wieder unter einander verbindend, ein ziemlich dichtes Netzwerk, welches den elastischen Fasernetzen ähnlich ist, von welchen es sich jedoch gleich beim ersten Blicke durch viel geringere Lichtbrechung unterscheidet. In den von hyaliner Intercellularsubstanz angefüllten Maschenräumen liegen rundliche oder ovale Zellen. Das Rostrum von Acanthias bietet diese Form am deutlichsten dar.

Knorpelcanäle, als von der Oberfläche her ins Innere des Knorpels einführende Höhlungen, habe ich nur in ganz wenigen Fällen angetroffen, und muss auch die bezüglichen Befunde wieder sehr verschiedenen Organisationszuständen zutheilen. Einmal können von einem verzweigten Canalsystem durchzogene Strecken des ethmoïdalen Knorpels der Notidaniden (vorzüglich bei Hexanchus) hieher bezogen werden. Diese durch ihre weissliche Färbung sich leicht sichtbar machenden Canäle besitzen eine ziemlich regelmässige Anordnung; sie sind stets von Nerven durchzogen, welche vom ersten Aste des Trigeminus abgezweigt sind und zur Oberfläche der Schnauzenspitze verlaufen. Die Canäle dienen den Nerven somit nur zum Durchtritt, und wenn sie auch von Blutgefässen mit durchsetzt werden, was ich für sehr wahrscheinlich halte, so bieten diese ein gleiches Verhalten wie die Nerven dar und besitzen ebenso wenig wie diese nähere Beziehung zum Gewebe des Knorpels. Auch die in der Praesphenoïd-Region der Basis des Craniums von Heptanchus nachweisbaren Canäle scheinen der directen Beziehung zum Knorpelgewebe zu entbehren und vielmehr nur Communicationen intra- und extracranialer Bahnen des Blutes oder der Lymphe vorzustellen. In beiden Fällen erscheint das die Canalwände bildende Knorpelgewebe jenem entfernter liegender Strecken gleich und gibt durch nichts zu erkennen, dass es an der Canalbildung activ betheiligt wäre.

Eine andere Abtheilung von Canälen fand ich gleichfalls nur in einzelnen Fällen und zwar an der Basis cranii bei Cestracion und den beiden untersuchten Prionodonarten *). Es sind von aussen senkrecht eindringende, bald etwas gebogen,

*) Auch bei Raja habe ich Canäle gefunden, die vielleicht hieher gehören. Es sind verzweigte, von der Seite her ins Rostrum eindringende Gebilde, welche Blutgefässe zu führen schienen. Da sie keine blossen Durchlässe vorstellen, wie die Canäle im Rostrum von Hexanchus, glaubte ich sie von diesen trennen zu müssen, bin aber über sie nicht ganz klar geworden.

Digitized by Google

bald gerade verlaufende Canäle, die an einzelnen Stellen unregelmässig erweitert sind und stets blind endigen. Bei Prionodon sind 3—4 solcher Canäle vorhanden, einige davon sind verzweigt, und auch die Zweige endigen blind, da und dort mit einer rundlichen Erweiterung. Die Knorpelwand dieser Canäle ist immer vom übrigen Knorpel verschieden, indem die Zellen viel dichter beisammen stehen und fast durchweg rundliche Formen darbieten, die erst entfernter vom Canal in gestreckte übergehen. Aus der Häufung der Zellen und ihren zahlreichen Theilungszuständen ist auf eine Zellwucherung im Umkreise des Canals zu schliessen, so dass diese Bildung darin mit jenen Canälen im Skeletknorpel höherer Wirbelthiere übereinstimmt, welche die Vascularisation des Knorpels einleiten. Auch bezüglich des Inhaltes der fraglichen Knorpelcanäle des Selachierschädels fand ich wenigstens in einem der untersuchten Fälle ein entsprechendes Verhältniss, indem sich die Verzweigung eines Blutgefässes erkennen liess. Ich glaube daher diese Canäle als Blutgefässcanäle deuten zu dürfen, deren Entstehung durch eine partielle Wucherung der Knorpelzellen sich einleitet und durch eine damit verbundene Auflösung der Intercellularsubstanz vollzieht, indess die den entstandenen Raum ausfüllenden Zellmassen theilweise mit den von aussen her einwachsenden Gefässen in Verbindung treten und zu deren Verbreitung im Knorpelcanal verwendet werden.

Eine auch über das Kopfskelet verbreitete Eigenthümlichkeit des gesammten Skeletes der Selachier bildet die grösstentheils oberflächliche Verkalkung des Knorpels. J. Müller war der Erste, der dieser Erscheinung ein sorgfältigeres Studium zuwendete und nachwies, dass dieselbe ihren Sitz im Knorpel hat, wo sie scharf abgegränzte Plättchen bildet, die wie Mosaikplättchen an einander gelagert, einen zusammenhängenden, pflasterartigen Ueberzug herstellen. Später wurden diese Verhältnisse durch Williamson*) und besonders durch Leydig untersucht.

Für diese früher als »Verknöcherungen« aufgefassten Bildungen ergeben sich theils in ihrer Verbreitung, theils in ihrer Beschaffenheit einige bemerkenswerthe Verhältnisse. Was die Verbreitung über das Kopfskelet betrifft, so ist bereits durch Leydig eine Verschiedenheit des Verhaltens der Haie bekannt geworden, indem demselben »an einzelnen Theilen« des Kopfes von Hexanchus griseus »keine verknöcherte Stelle« begegnet ist. Wahrscheinlich beschränkte sich die Untersuchung auf die Ethmoïdal-Region oder den praeorbitalen Abschnitt

*) Philosophical Transactions, 1851, S. 669. — Aus dieser Abhandlung ersehe ich, dass die Bedeckung des Craniums der Rochen und Haie auch von Millar (Footprints of the Creator) genauer beschrieben worden.

Digitized by Google

des Craniums, denn an dem ganzen hinteren Theile sind die erwähnten Kalkplättchen vorhanden. Sie finden sich an der Occipital-Region am reichlichsten, auch noch an der Labyrinth-Region und auf den entsprechenden Theilen des Schädeldaches, werden spärlicher gegen die Orbital-Region und sind an der Basalecke nur vereinzelt zu treffen. Weiter nach vorn zu fehlen sie gänzlich. Auch an den Stellen, wo die Plättchen zusammenhängen, sind ansehnliche Lücken dazwischen, so dass durch die Plättchen mehr ein Netzwerk als ein continuirliches Pflaster gebildet wird. Vollständiger ist das Pflaster bei Heptanchus, bei dem die Verkalkung noch die vordere Orbitalwand bedeckt, so dass nur die Nasenkapseln und das Rostrum davon frei bleiben. Bei Acanthias und Centrophorus bleibt nur das Rostrum frei, die Nasenkapseln bieten oben wenigstens eine stellenweise Kalkkruste. Unverkalkt erscheinen die Nasenkapseln bei Galeus, welcher auch den Rand der Basalplatte auf grossen Strecken hyalin zeigt. Dagegen besitzt das dreischenkelige Rostrum eine bedeutende Kalkschicht, die auch an den gleichgestalteten Rostris der Scyllien und der Carchariae nicht fehlt. Cestracion zeigt nur die Nasenkapseln frei.

Bezüglich des Cavum cranii besteht eine ähnliche Verschiedenheit. Bei den Notidaniden ist das Kalkpflaster an der Innenfläche sehr unvollkommen und fehlt dem vorderen Abschnitte gänzlich. Auch bei Scymnus und Acanthias ist es vorn minder vollständig, continuirlicher bei Cestracion, welcher jedoch die Labyrinthhöhlung davon frei zeigt, indess dieselbe schon bei den Notidaniden einen partiellen Kalkplattenbeleg besitzt. Dieser besteht bei den übrigen Haien in bedeutender Entwickelung, am meisten bei Squatina, welche auch in Bezug auf den äusseren Kalkplattenbeleg des Craniums die am weitesten vorgeschrittene Bildung repräsentirt. In dieser Beziehung lassen sich die Rochen hier anreihen, bei denen die bei den Haien angeführten Verschiedenheiten der Intensität und Ausdehnung der Verkalkung minder deutlich sind. Alle Theile des Craniums sind ziemlich gleichmässig verkalkt, mit Ausnahme gewisser Strecken an den Nasenkapseln. Bei den Torpedines beharren auch noch die Rostralgebilde im unverkalkten Zustande.

Für das Visceralskelet ist der Beginn der Verkalkung gleichfalls bei den Notidaniden zu finden. Die Plättchen bilden am Oberkieferknorpel und am Unterkiefer eine ziemlich starke Schicht, welche jene des Craniums übertrifft. Schwächer sind sie nur am Gaumenfortsatz des Oberkieferknorpels. An den Kiemenbogen dagegen ist die Schicht wieder beträchtlich dünn und (bei Hexanchus) an den oberen Gliedern nur durch einzelne unregelmässige Krümeln vorgestellt. An den Labialknorpeln von Hexanchus vermisse ich Verkalkung. Auch bei anderen Haien erscheinen die Labialknorpel meist ohne Kalkplatten,

Digitized by Google

oder doch als die am mindest verkalkten Theile des gesammten Visceralskeletes, und darin kommen sie mit den äusseren Kiemenbogen überein. Centrophorus, Scymnus, noch mehr Squatina, besitzen auch an den Lippenknorpeln bedeutende Entwickelung der Kalkplatten. Bei den Rochen sind besonders die Radien der Kiemenbogen durch spärliche Verkalkung ausgezeichnet. Bei Torpedo vermisse ich sie gänzlich an diesen auch sonst geweblich etwas verschiedenen Stücken, und auch an den Kiemenbogen ist die Verkalkung nur eine theilweise und lässt den Rand derselben gänzlich frei.

Bedeutender sind die Verschiedenheiten, welche die verkalkten Platten selbst in ihren einzelnen Verhältnissen darbieten, und hier ist besonders die grosse Unregelmässigkeit hervorzuheben, welche die Plattenstücke in Grösse und Anordnung bei den Notidaniden besitzen, selbst an jenen Stellen, wo die »Kalkkruste« am vollständigsten ist. Ebenso ist die Gestalt der Platten ausserordentlich mannichfaltig, wenn sie auch nur in wenigen Grundformen sich bewegt. Irreguläre Drei-, Vier-, Fünf- und Sechsecke sind in allen möglichen Zuständen der Ausführung vorhanden. Zwischen den Platten befinden sich Lücken hyalinen Knorpels von der Grösse einzelner Platten, und meist von einer grösseren Anzahl (4—7) derselben mit verschieden langen Strecken ihres Randes begränzt, so dass die Lücken die unregelmässige Gestalt der Platten wiederholen. An Stellen mit spärlicher Verkalkung, wie an der Orbital-Region und an der Frontalfläche sind die Platten durch viel kleinere verkalkte Knorpelpartieen repräsentirt, und hin und wieder finden sich auch einzelne Kalkkrümel, so dass aus der Zusammenstellung dieser Befunde für die Plattenentwickelung eine continuirliche Reihe gefunden wird. Die in die Kalkplatten eingeschlossenen Knorpelzellen bieten von denen des benachbarten hyalinen Knorpels keine wesentliche Differenz, sie finden sich in den gleichen Distanzen und erscheinen in ihrer Anordnung ohne bestimmte Beziehung zur Gestalt der Platte. Besonders bemerkenswerth ist die Lagerung der Platten in einer unter dem Oberflächenniveau befindlichen Knorpelschicht, so dass eine die Dicke der Platten etwas übertreffende Schicht vollkommen hyalinen Knorpels sie überlagert und vielleicht die Ursache war, dass sie von Leydig vermisst wurden.

Minder bedeutend ist die Unregelmässigkeit der Plättchen bei Heptanchus, bei welchem zugleich die Interstitien an Umfang und an Zahl beschränkt sind. Sie bilden kleine von drei, vier, höchstens von fünf Platten begränzte Lücken, welche kaum den vierten Theil der Oberfläche der kleineren Platten besitzen. Die Kalkplättchen beider Notidaniden lassen eine mit den Seitenrändern parallele Streifung erkennen, so dass es den Anschein hat, als ob die Vergrösserung durch ein schichtenweises Anwachsen erfolgt sei. Auch an den Kalkplättchen anderer

Digitized by Google

Selachier habe ich diese Streifung wahrgenommen, aber um vieles feiner und schwächer und meist von einer prädominirenden Radiärstreifung gedeckt.

Der Plattenbeleg der übrigen Selachier ist durch die ziemlich regulären Formen der Plättchen von dem der Notidaniden unterschieden, und darin zeichnen sich wieder die Rochen vor den Haien aus, von denen manche, z. B. Cestracion, durch die Unregelmässigkeit der Plättchenform mehr an die Notidaniden erinnern. Meist stossen die Plättchen mit 5, 6 oder 7 Seiten mit benachbarten Plättchen zusammen und dazwischen finden sich einzelne kleine hyaline Lücken von verschiedener Gestalt. Diese Lücken sind besonders bei den Rochen (Torpedo, Raja) ziemlich regelmässig angeordnet und besitzen gewöhnlich drei Plättchen zur Begränzung, woraus wieder ein Moment für eine reguläre sternförmige Gestaltung der Plättchen entspringt. Williamson und Leydig haben dieses Verhalten dargestellt. Die gegen einander gerichteten Ränder der Plättchen berühren sich theils unmittelbar, theils liegt noch eine schmale hyaline Schicht dazwischen, die bei grösserer Breite auch noch einzelne Knorpelzellen enthält. Die von der verkalkten Intercellularsubstanz umschlossenen Knorpelzellen bieten nach der Peripherie der Platte zu eine strahlige Anordnung, die besonders bei den Rochen sehr deutlich ist und den Ausläufern der Platte entspricht, die mit jenen benachbarter Platten zusammenstossen. An den Stellen der radiären Anordnung der Knorpelzellen waltet die radiäre Streifung der Intercellularsubstanz vor. Sie gibt sich als Ausdruck einer Wachsthumserscheinung zu erkennen, da man die Streifen sehr häufig über den Plattenrand hinaus in den hyalinen Knorpel verfolgen kann, in den sie als feine, fast krystallinische Nadeln oder Spitzen einragen. An einzelnen Stellen beobachtet man, wie ganze Büschel solcher Kalknadeln in die Intercellularsubstanz eindringen und so die zum Anschluss an die Kalkplatte vorbereitete Strecke bezeichnen. Bei den Haien habe ich dieses Verhältniss viel weniger ausgesprochen gefunden, und bei den Notidaniden traf ich am Rande meist nur kleine Kalkkörnchen oder einzelne grössere Krümeln. Daraus wie aus der schon beregten Verschiedenheit in der Anordnung der Knorpelzellen ergibt sich eine ziemliche Verschiedenheit des Werthes der Kalkplättchen, welche bei den Rochen viel bedeutender individualisirt sind als bei den Haien, unter denen wieder die Notidaniden die tiefste Stufe aufweisen. Mit der grösseren Selbständigkeit dieser Plättchen zeigt sich auch das benachbart unterliegende Knorpelgewebe in einer auf erstere hinweisenden Veränderung. Schon in grösserer Tiefe und damit in ziemlicher Entfernung von der Oberfläche lösen sich z. B. bei Torpedo die Gruppen von Knorpelzellen auf, und näher den Plättchen gehen daraus nach

Digitized by Google

diesen verlaufende Reihen von Zellen hervor. Williamson *) beobachtete dieses Verhalten auch an den Plättchen anderer Skelettheile bei Raja. An solchen Stellen zeigt die Intercellularsubstanz eine gleichfalls nach den Plättchen zu verlaufende und dabei an Deutlichkeit zunehmende Streifung. Sowohl diese Streifen als die Zellenreihen sind nicht parallel unter einander, sondern richten sich vielmehr convergirend gegen den Mittelpunkt des bezüglichen Plättchens, so dass sie von letzterem auszustrahlen scheinen. Aus der Anordnung der entfernter von den Plättchen befindlichen Knorpelzellen, wie aus der vorerwähnten Streifung der Intercellularsubstanz, welch' beide Erscheinungen stets auf die benachbarten Plättchen engen Bezug haben, geht das Bestehen einer Einwirkung der bereits zu Plättchen verkalkten Stellen des Knorpels auf das benachbarte, noch nicht verkalkte Knorpelgewebe hervor. Das verkalkte Plättchen tritt dabei als ein Actionscentrum auf, welches ein ausserhalb seines Umkreises gelegenes Territorium des noch unverkalkten Knorpels beeinflusst, aus dessen Bereiche es seine Vergrösserung gewinnt. Es kann nicht verkannt werden, dass hierin eine bedeutende Steigerung des individuellen Werthes der einzelnen Plättchen liegt, eine höhere Entwickelung des Zustandes, der bei manchen Haien noch nicht diesen Grad erreicht hat und bei den Notidaniden sich erst im Beginn zeigt. Der bei diesen letzteren in Umfang und Gestalt der Plättchen gegebene Zustand der Indifferenz tritt mit der Gewinnung gleichmässiger Grösse und ebenso gleicher Gestalt allmählich auf eine höhere Stufe und lässt an den einzelnen Formen einen gewissen Typus entstehen.

In ihrem vollkommneren Zustande bieten die Plättchen der Selachier vielfache Uebereinstimmungen mit Knochen (ich meine hier nicht Knochengewebe), und in ihrem strahligen Wachsthume kommen sie jenen Ossificationen nahe, die z. B. im Integumente der Störe eine niedere Form des Hautskeletes vorstellen. Die Verschiedenheit beider scheint zunächst wesentlich in dem Gewebe gegeben zu sein, welches in dem einen Falle Bindegewebe, in dem anderen Knorpel ist. In dieser Verschiedenheit bilden sie einheitliche an der Peripherie wachsende Elemente eines Skeletcomplexes, wie wahre Knochenplatten. Der ganze Bildungsvorgang ist ebenso ein einfacher, als die gesammte Bildung durch die grosse Zahl der Platten auf einer niederen Stufe sich zeigt.

Die Ueberlagerung der die Kalkplättchen einschliessenden Schicht von einer hyalinen Knorpelschicht ist zwar bei den Notidaniden, besonders bei Hexanchus am meisten ausgebildet, fehlt aber auch bei anderen Selachiern nicht ganz. Bei mehreren Haien (z. B. Acanthias, Galeus) ist sie ebenfalls wahrzunehmen,

*) l. cit. S. 671.

Digitized by Google

aber von geringerer Dicke und mehr oder minder mit einer faserigen Differenzirung eines Theiles der Intercellularsubstanz. In anderen Fällen erscheint faseriges Bindegewebe mit einzelnen knorpeligen Partieen, oder mit einer ganz dünnen Knorpellage. Das bindegewebige Perichondrium gelangt damit in immer engere Beziehung zu der Kalkplattenschicht, bis es dieselbe unmittelbar überkleidet und dann die verkalkten Plättchen die Oberfläche des Knorpelcraniums bilden lässt. Auf die Verschiedenheit dieser Lage der Plättchen gründet sich eine Verschiedenheit im Dicke-Wachsthum derselben, indem bei dem Vorhandensein einer äusseren Knorpelschicht auch diese an der Volumszunahme der Plättchen sich betheiligt.

Die Vergleichung dieses verschiedenen Verhaltens des Kalkpflasters zur Oberfläche des Craniums lässt eine continuirliche Reihe erkennen, an der man den einen Endpunkt als den Anfang, als den einem niederen Zustande entsprechenden Ausgangspunkt der Erscheinung zu beurtheilen haben wird, welcher zum anderen daraus sich ableitenden hinführt. Da die Plättchenbildung in ihrem Gesammtverhalten bei den Notidaniden unzweifelhaft auf der im Vergleiche mit den übrigen Selachiern niedersten Stufe steht, so möchte diese Auffassung auch bezüglich der tieferen Lage der Plättchen gelten können. Dann wäre der zum anderen Endpunkte führende Process als eine allmähliche Rückbildung der äusseren Knorpelschicht anzusehen, wie sie am vollkommensten bei den Rochen Platz gegriffen hat. Das primitive Verhalten wiese demnach der verkalkenden Schicht eine tiefere Stelle zu, woraus für das Verständniss der Gesammterscheinung die Schwierigkeit entstände, sie mit anderen an der Oberfläche des primären Skeletes auftretenden Solidificationen in Zusammenhang zu bringen. Andererseits jedoch ergibt sich aus der Annahme einer ursprünglich im Innern des Knorpels stattfindenden Verkalkung eine Uebereinstimmung mit der Wirbelsäule, bei der gleichfalls verkalkte Schichten im Innern der Wirbelkörper seit langem bekannt sind, und wenn diese nicht aus denselben zierlichen Plättchen bestehen wie das Kalkpflaster der Oberfläche, so ist eben in der Bildung der einzelnen auf der niedersten Stufe sehr unregelmässigen Plättchen ein Differenzirungsvorgang zu erkennen, der den am Cranium modificirten Wachsthumsverhältnissen angepasst ist.

Aus dem Vorstehenden fasse ich die Ergebnisse in folgende Punkte zusammen:

1) Das Knorpelgewebe des Craniums bietet eine bedeutende Mannichfaltigkeit sowohl im Verhalten seiner Formelemente als seiner Intercellularsubstanz. An beiden sind Differenzirungsvorgänge wahrzunehmen, welche an dem Primordialcranium der höheren Wirbelthiere nicht bestehen und sich aus

Digitized by Google

der Persistenz des Knorpelcraniums erklären. Der Zustand der Differenz des Gewebes ist aber keineswegs bei allen Selachiern ein gleichartiger, vielmehr ergibt sich erstlich eine graduelle Verschiedenheit derart, dass in den einzelnen geweblichen Formen bei den Notidaniden die geringste Mannichfaltigkeit besteht, indess dieselbe bei den übrigen Haien zunimmt und am meisten bei den Rochen waltet. Auch durch die Vergleichung der Gewebe ergibt sich somit für die einen eine grössere, für die anderen eine geringere Entfernung von einem ursprünglichen, indifferenten Zustande. Zweitens spricht sich in den einzelnen Differenzirungen eine Divergenz des Charakters aus, insofern einzelne Verhältnisse sich innerhalb engerer Gränzen halten und sogar auf Gattungen oder Arten beschränkt erscheinen.

2. Die bedeutendste Differenzirung bildet die Verkalkung einer Knorpelschicht. Die Verkalkung erscheint auf der niedersten Stufe bei den Notidaniden, wo sie theils durch einzelne Krümeln, theils durch unregelmässige Plättchen repräsentirt wird. Die letzteren werden zu constanten Gebilden und gewinnen schon bei den anderen Haien eine reguläre Form, die bei den Rochen noch weiter ausgebildet erscheint. Mit der Indifferenz dieser Plättchen bei den Notidaniden ist die geringe Mächtigkeit und eine grössere Beschränkung der Ausdehnung an den Theilen des Kopfskeletes verbunden, so dass auch darin jene Selachierfamilie sich tiefer stellt.

Auch aus der vergleichenden Beurtheilung des im Kopfskelete der Selachier erscheinenden Gewebes geht somit eine Bestätigung eines Theiles der Thatsachen hervor, zu deren Erkenntniss die anatomische Vergleichung geführt hatte.

Digitized by Google

Zweite Abtheilung.

Zusammenstellung der Resultate und Folgerungen aus denselben.

Die in den einzelnen Abschnitten der vorhergehenden Abtheilung behandelten Theile des Kopfskeletes der Selachier ergaben bei ihrer vergleichenden Betrachtung ausser den die einzelnen Formzustände als Modificationen einer gemeinsamen Grundform aufdeckenden Nachweisen noch manche andere Verhältnisse, die sich bei genauerer Erwägung für das Verständniss des Kopfskeletes der Wirbelthiere als überaus fruchtbar herausstellen können.

Für diese letzteren Beziehungen bedarf es einer besonderen Behandlung, während die bereits durchgeführte Vergleichung der einzelnen Theile unter sich nur soweit in Betracht zu kommen braucht, als sich von daher auf allgemeinere Fragen ein Bezug herstellen lässt. Diese allgemeinen Fragen gipfeln in der Beziehung des Kopfskeletes zum übrigen Skelete, speciell zu dem durch die Wirbelsäule vorgestellten Axenskelete, und da ist es wieder die alte halbverklungene Hypothese von der Zusammensetzung des Craniums aus einzelnen Segmenten (Wirbeln), welche sich einem unwillkürlich entgegendrängt.

Durch alle neueren Methoden der Forschung, durch strenge Vergleichung, wie durch das Zurückgehen auf die frühesten Bildungszustände Widerlegtes und als unhaltbar Befundenes von Neuem einzuführen, kann mir nicht in den Sinn kommen, und wenn ich vorhin von der Wirbelhypothese sprach als von etwas bei denkender Betrachtung des Kopfskeletes kaum Vermeidlichem, so wollte ich damit nicht jene Form derselben verstanden wissen, in der sie Göthe vorgeschwebt und von Oken aufgerichtet, von vielen Anderen vertheidigt ward, sondern vielmehr den Kern und das Wesen jener Hypothese, welches im Schädel nichts Fremdes, Neugebildetes, nichts von der Wirbelsäule gleichsam nur Heraus-

Digitized by Google

gewachsenes und ihr doch nicht Angehöriges erkennen will. Wie das von mir gewählte Untersuchungsobject ausserordentlich von jenem anderen der alten Form der Wirbelhypothese als Unterlage dienenden entfernt ist, so liegen auch die Ergebnisse der Prüfung weit von jenen früheren ab.

Treten wir der Sache näher, so lässt sich die Lösung der Aufgabe von zwei verschiedenen Seiten her in Angriff nehmen. Durch eine Reihe vergleichender Operationen an den Skelettheilen selbst ist für diese ein Verständniss des Zusammenhanges des Kopfskeletes mit anderen Skelettheilen zu gewinnen, aber ebenso ist auch auf die mit dem Kopfskelete verbundenen Weichtheile einzugehen, von denen die Nerven als die am mindesten wandelbaren Organe erscheinen, und zugleich als die wichtigsten, da sie durch ihre Beziehungen zur Muskulatur diese gleichsam mit einschliessen.

Ich theile daher meine Aufgabe in folgende Abschnitte:

I. Vergleichung der Skelettheile des Kopfes,

II. Vergleichung der Kopfnerven mit Beziehung auf das Kopfskelet,

III. Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Erster Abschnitt.

Vergleichung der Skelettheile des Kopfes.

Am Kopfskelete der Selachier finden wir zwei von einander getrennte Abschnitte, das Cranium und das Visceralskelet, deren Beziehungen zu einander vor allem festgestellt werden müssen, bevor auf eine Vergleichung mit anderen Skelettheilen eingegangen werden kann.

A. Das Visceralskelet bildet ein System von knorpeligen Bogen, die ventral unter einander vereinigt sind und verschiedenartige Differenzirungen in Anpassung an mannichfaltige Verrichtungen erkennen liessen. Drei vordere Bogen schlossen sich der Begränzung der Mundöffnung an, an der einer, der dritte, jederseits in zwei Abschnitte gegliedert, das Uebergewicht gewann und am freien Rande einen Besatz von Knochenschüppchen in Zahnreihen umbildend, den Kieferbogen vorstellt.

Die Ausbildung dieses Bogens lässt die Rückbildung der beiden vor ihm liegenden Bogen erklären, die sich in den Mundwinkelfalten als Rudimente erhalten und als Lippenknorpel bezeichnet werden. Die hinter dem Kieferbogen folgenden bestehen mehr gleichmässig als Kiemenbogen fort, doch zeigt sich der erste von ihnen, der Zungenbeinbogen, durch nur theilweise Beziehungen zu

Digitized by Google

Kiemen in Modificationen begriffen, sowie auch der hinterste Kiemenbogen mancherlei Rückbildungen erfahren hat. Da nun nachweislich der Kieferbogen ursprünglich ein Kiemenbogen war und die hinter ihm liegenden mehr oder minder in dieser Beziehung verbleiben, so kann man den bei weitem grössten Theil des Visceralskeletes auf Kiemenbogen zurückführen, nämlich alle Bogen mit Ausnahme der beiden bedeutender rückgebildeten ersten, oder Lippenknorpel. Der Nachweis von Differenzirungen jener Bogen innerhalb der Abtheilung der Selachier leitete zur Voraussetzung einer ursprünglichen Gleichartigkeit, so dass in dem Zustande, der alle Visceralbogen (etwa mit Ausschluss der Lippenbogen) als Kiemenbogen traf, alle jene, Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen auszeichnende Eigenthümlichkeiten noch nicht ausgebildet waren. Diese durch die Vergleichung erschliessbare, auf Indifferenz beruhende primitive Gleichartigkeit der Bogen des Visceralskeletes begründet deren völlige Homodynamie.

Wenn wir so im Visceralskelet einen aus homodynamen ventralen Bogen zusammengesetzten Apparat sehen, so entsteht die Frage, ob derselbe für sich bestehe, oder auch einen ihm zugehörigen Axentheil mit einem entsprechenden dorsalen Abschnitte besitze. In dieser Beziehung kann sowohl das Cranium, als auch die Wirbelsäule in Betracht genommen werden, und es erhebt sich die Alternative, ob das Visceralskelet der Selachier einem von beiden Theilen für sich oder beiden zusammen angehöre. Letztere Frage rechtfertigt sich dadurch, dass nur ein Theil der Bogen am Cranium lagert, indess ein anderer, alle Kiemenbogen umfassender Theil weiter nach hinten, nämlich unter dem vorderen Abschnitt der Wirbelsäule liegt. Man kann somit bei der wenigstens noch bei den Notidaniden bestehenden Verbindung des Kieferbogens mit dem Schädel und bei der bei allen Selachiern eben daran vorhandenen Articulation des Zungenbeinbogens diese beiden dem Cranium zugehörig, dagegen die Kiemenbogen dem vorderen Abschnitte der Wirbelsäule zufallend ansehen. Diese Auffassungsweise findet jedoch in anderen Thatsachen eine sehr entschiedene Entgegnung. Erstlich zeigt die Vergleichung mit Ganoiden und Teleostiern, dass bei denselben die sämmtlichen Kiemenbogen nur mit dem Schädel verbunden sind, dass also bei einer Abtheilung der Fische ein anderes Verhältniss als bei den Selachiern besteht. Zweitens zeigt eine Vergleichung embryonaler Zustände der Selachier mit den ausgebildeten, dass anfänglich mehr Kiemenspalten auf die craniale Strecke fallen als später, denn ausser dem Spritzlochcanal und der ersten Kiemenspalte liegt auch noch die zweite in gleicher Höhe mit dem Cranium und die dritte findet sich ziemlich an der Gränze, während diese beiden beim erwachsenen Thiere jenseits des Craniums am vertebralen Abschnitte des Axen-

Digitized by Google

skeletes sich vorfinden. An den Figg. 3 und 4 auf Taf. XXI erkennt man diese bei Embryonen von Acanthias bestehende, im Vergleiche mit dem erwachsenen Zustand geringere Ausdehnung der Kiemenhöhle nach hinten zu aus der Beziehung zu dem Nachhirn (*N*), dessen grössere Länge auf eine entsprechende Ausdehnung des Craniums schliessen lässt. Endlich ist als dritter Grund die Beziehung sämmtlicher Kiemenbogen zu Kopfnerven anzuführen, und dieses Verhältniss halte ich bei der beregten Frage für Ausschlag gebend. Man kann zwar einwenden, dass der Ramus lateralis des Vagus an Theilen sich verbreitet, die unmöglich dem Kopfe angehört haben können, dass auch der Ramus intestinalis zu weiter abliegenden Organen gehe. Mit diesem Einwande kann jedoch nur die grössere über die Kopfregion sich hinaus erstreckende Ausdehnung einzelner Zweige des Vagus bewiesen werden, nicht aber, dass die Rami branchiales des Vagus, deren jeder einzelne sich dem Glossopharyngeus oder dem Facialis homodynam verhält, ihre Endgebiete gleichfalls nicht an ursprünglich zum Kopfe gehörigen Theilen finden. Wenn der Zungenbeinbogen und der erste Kiemenbogen, vom Facialis und Glossopharyngeus versorgt, dem Cranium angehören müssen, selbst wenn sie, wie der erste Kiemenbogen, keine unmittelbare, bestimmte Verbindung mit ihm eingehen, so werden auch die übrigen vom Vagus versorgten Bogen eben dahin zu rechnen sein, auch wenn sie dem Cranium entfernter liegen. Wie die vom Cranium abgerückten Kiemenbogen doch ihre Nerven vom Cranium her empfangen, so treten die den vordersten Abschnitt der Wirbelsäule durchsetzenden vom Rückenmark stammenden Nerven mit ihren ventralen Ramis zu solchen Theilen, die hinter dem Kiemenapparate lagern, und keiner davon begibt sich auch nur mit einem Zweige zum Kiemenapparate selbst. Somit gibt sich auch an diesem Abschnitte eine Verschiebung kund, welche mit der von Seite der Kiemenbogen angetretenen Lageveränderung aufs Genaueste correspondirt.

Lässt sich endlich noch ein die Entfernung der Kiemenbogen vom Cranium erklärender Grund finden, so wird die Zugehörigkeit jener Bogen zum Cranium keinerlei Bedenken mehr haben. Ein solcher Grund ergibt sich zunächst in der Ausbildung der Kiementaschen, sowie in der mächtigeren Entfaltung des Kieferbogens. Durch die dem letzteren zukommende neue Function wird erstlich ein bedeutender Umfang der beiden ihn jederseits zusammensetzenden Stücke erzeugt, und gleichzeitig eine andere Stellung der beiderseitigen Bogenhälften, die sich, wie am meisten bei den Notidaniden ersichtlich, nicht bloss nach hinten zu ausdehnen, die seitliche Bogenwölbung in eine hintere Convexität übergehen lassend, sondern auch dem Zungenbeinbogen eine dem

Digitized by Google

entsprechende Richtung geben, und dadurch alle weiter nach hinten folgenden Kiemenbogen beeinträchtigen.

Was die Kiementaschen betrifft, so liegt in der Ausdehnung der Kiemenlamellen auf die Wand der Taschen ein Moment für die Vergrösserung des Umfanges des gesammten Kiemenapparates, und da jene Ausdehnung der Kiemenblätter von der Fortsetzung des je auf einen Bogen treffenden Kiemenseptums auf die Körperoberfläche begleitet wird, wo jedes Septum für die nächst hintere Kiementasche eine Art von Operculum bildet, so ergibt sich daraus eine neue auf das Volum wirkende Complication, die eine Lageveränderung des Kiemenapparates hervorrufen muss. Die Vergleichung dieser Verhältnisse mit Ganoïden und Teleostiern kann sehr zum Verständniss des Werthes dienen, den der Umfang des Kiemenapparates auf die Lagerung der Kiemenbogen hat. Andererseits gibt sich wieder zu erkennen, wie die bei Teleostiern bestehende Raumersparniss eine andere Beziehung wenigstens der Mehrzahl der Kiemenbogen, nämlich die Anlagerung an das Cranium gestatten muss. Diese Raumersparniss drückt sich in der Lage der Kiemenblätter zum Kiemenbogen aus. Das interbranchiale Septum mit allen seinen Contentis an Muskeln, stützenden Knorpeln (Radien der Kiemenbogen) und Blutgefässen ist im Vergleich zu den Selachiern rückgebildet, die Kiemenblättchen sitzen direct der Aussenfläche der Bogen an, so dass der dadurch eingenommene Raum in seiner Längsausdehnung von vorn nach hinten auf die Breite der Kiemenbogen reducirt wird. Damit fällt der Umstand zusammen, dass der bei den Selachiern für jede einzelne Kiemenspalte aus dem vorhergehenden Interbranchialseptum gebildete Deckel bei den meisten Ganoïden und den Teleostiern von einem einzigen Kiemenbogen, dem Zungenbeinbogen und seinen umgewandelten Radien geliefert wird. Der Opercular-Apparat mit der Membrana branchiostega ersetzt die Summe der Kiemendeckel der Selachier.

So ist also in dem Verhalten der Kiemen ein Causalmoment für die Lagerungsbeziehung der Kiemenbogen zum Cranium zu erkennen, wodurch verständlich wird, dass der voluminösere Apparat seine Lage unter dem Cranium aufgibt, indess der compendiösere sie behält. Wenn nun bei den Selachiern durch das grössere Volum der Kiemen eine Entfernung der Kiemenbogen aus ihrer ursprünglichen Verbindung hervorgerufen wird, so kann die Veränderung in einer Entfernung nach vorn oder nach hinten oder nach beiden Richtungen stattfinden. Sie hat jedoch offenbar nur nach hinten stattgefunden, was wiederum aus dem Verhalten anderer Theile erklärt werden kann. Eine Verschiebung nach vorn wird ausgeschlossen durch die bestehen bleibende Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Cranium, sowie durch die Umwandlung des Kieferbogens, dessen Volumsentfaltung schon vorhin mit jener Lageveränderung in

Digitized by Google

Zusammenhang gebracht wurde, und dessen bei den Notidaniden noch bestehende Articulation mit dem Cranium schon in der Art, wie sie sich an der hinteren Fläche des Postorbitalfortsatzes ausbildete, keine Vorwärtslagerung der Kiemenbogen gestatten konnte.

Da also die Kiemenbogen wie die anderen Bogen des Visceralskeletes ihre Nerven aus dem Cranium empfangen, da bei Embryonen mehr Bogen mit dem Cranium correspondiren als bei Erwachsenen, da bei anderen Abtheilungen der Fische die Kiemenbogen an das Cranium angelagert sind und diese Anlagerung einerseits, sowie andererseits die bei den Selachiern eingetretene Entfernung aus dem sonstigen Verhalten der Bogen des Visceralskeletes, namentlich aus den Beziehungen zu den Kiemen erklärt werden kann: so wird das gesammte Visceralskelet ein zum Cranium gehöriger Apparat sein, der sich erst secundär zum Theil unter die Wirbelsäule lagert.

B. Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass das Visceralskelet als ein mit dem Cranium ursprünglich zusammenhängendes Bogensystem anzusehen ist, welches bei der früher schon nachgewiesenen Gleichwerthigkeit der Bogen (vgl. oben S. 230) ebenso viel Metameren oder Abschnitte aufweist, als Bogen bestehen. Es ist nun fraglich, in welcher Art die Verbindung dieser Bogen mit dem Cranium bestanden hat. Durch die Thatsachen wird nur eine bewegliche Verbindung beurkundet, denn sowohl Zungenbeinbogen als Kieferbogen besitzen diese letztere noch dazu an einer veränderten Localität. Ungewiss ist, ob in dieser beweglichen Verbindung, die ebenso für die gänzlich abgelösten und nach hinten gelagerten Kiemenbogen Geltung haben muss, ein primärer oder ein secundärer Zustand zu sehen ist, ob sie eine ursprüngliche oder eine erworbene ist. Diese Fragen können durch das Object selbst nicht entschieden werden, sondern nur durch die Vergleichung, welche sich zunächst an andere ventrale Bogenbildungen zu wenden haben wird. Solche bestehen am hinteren Theile des Axenskeletes in den Rippen. Diese besitzen zwar bei den Selachiern niemals eine bedeutende, zu ventralem Abschluss führende Ausbildung, aber dieser Zustand wird als ein bereits veränderter gelten dürfen, da er am caudalen Abschnitte nicht besteht *). Die homodynamen Theile der Rippen sind hier in vollständigem ventralem Abschlusse und verweisen durch die durchgreifende Ausführung dieses Verhaltens mindestens auf die ursprünglich gleiche ventrale Ausdehnung dieser Gebilde am Rumpftheile des Leibes. Wir werden es also an letzterem Abschnitte mit rückgebildeten Rippen zu thun haben und werden auch

*) Vergl. Jenaische Zeitschrift, Bd. III, S. 406, wo ich den Nachweis für die Homodynamie der unteren Bogen und Rippen geliefert habe.

Digitized by Google

die Rippen der Selachier als ventralwärts ausgedehnte Skeletspangen voraussetzen dürfen, wie sie es bei vielen Fischen wirklich sind.

Vermag man in den Rippen untere Bogenbildungen zu erkennen, welche sich mit den im Visceralskelet vorliegenden unteren Bogenbildungen ähnlich verhalten, so könnte man zur Aufstellung einer Homodynamie beider Gebilde schreiten, wenn nachzuweisen wäre, dass auch im übrigen Verhalten gleiche Beziehungen vorlägen. Darunter verstehe ich das Verhältniss zur Leibeswand, welches für Rippen und Visceralbogen kein ganz gleiches ist. Während die Wandung der primitiven Schlundhöhle dem Visceralskelete unmittelbar anlagert und von den branchialen Spalten (Kiemenspalten) durchbrochen ist, erscheinen Rippen an einem undurchbrochenen Abschnitte der Leibeswand, welche nicht die in den Darmcanal fortgesetzte Schlundhöhle umlagert, sondern die den Darmcanal frei umgebende Leibeshöhle, und darin liegt also eine sehr bemerkenswerthe Verschiedenheit für beiderlei Gebilde. Sie würden sicher vollständig homodynam sein, wenn die Rippen einmal Visceralskeletbogen oder die letzteren einmal Rippen wären, d. h. wenn anzunehmen wäre, dass an der Rumpfwand die gleichen Verhältnisse wie an der Schlundwand bestanden hätten oder umgekehrt. Für eine solche Annahme besteht keine Thatsache, die sie zur Hypothese erheben könnte, daher darf ihr kein Recht eingeräumt werden. Demzufolge vermag ich keine vollständige Homodynamie zwischen den ventralen Bogen des hinter dem Kopfskelete liegenden übrigen Körpers anzuerkennen, und sehe in beiden nur Bildungen, die an beiden Abschnitten selbständig, aber durch eine gleiche Erscheinung, nämlich die dem Wirbelthiertypus eigene Art der Metamerenformation, hervorgegangen sind. Ist nun zwar keine vollständige Homodynamie unzweifelhaft nachweisbar, so ist doch im Allgemeinen eine Homologie nicht zu verkennen, und man wird bei jener Beschränkung das für die Rippen bestehende Verhalten auch für die Visceralbogen wenigstens als wahrscheinlich annehmen dürfen. Wie der Zungenbeinbogen es noch erkennen lässt, werden auch die übrigen Visceralbogen mit dem Cranium in Verbindung gestanden haben. Wie aber an den Rippen die Sonderung von der Wirbelsäule als ein secundärer Vorgang anzusehen ist, der in Folge von Anpassung an den Volumswechsel der Leibeshöhle sich einleitet, so wird Aehnliches auch bei den Visceralbogen vorausgesetzt werden müssen. Die Gliederung der letzteren in mehrfache Abschnitte entspricht der Anpassung an bestimmte Actionen der Bogen und ist bekanntlich auch an Rippenbildungen keine fremde Erscheinung.

Dass die Annahme einer nur einen Theil dieser Bogenzahl treffenden Cranialverbindung unzulässig ist, wird aus der oben dargelegten Homodynamie

Digitized by Google

der Bogen klar, und damit beseitigt sich auch die von Owen*) vertretene Auffassung, die nur Kiefer- und Zungenbeinbogen, nicht aber die Kiemenbogen mit dem Schädel in Verbindung bringt und durch den unmittelbar daran gereihten Schultergürtel einen sehr bedeutenden Theil des Visceralskeletes von einem ihm sicher zukommenden Platze verdrängt.

C. In der Bogenreihe des Visceralskeletes äussert sich eine Metamerenbildung, die in allem Wesentlichen mit der am Rumpftheile des Leibes bestehenden Segmentirung übereinstimmt. Die Bogen treten nicht als von einander differente, sondern ursprünglich gleichartige Gebilde auf, die, in vielen Fällen Schritt für Schritt, die Differenzirung als eine Anpassung an die verschiedenen von ihnen übernommenen Functionen erkennen lassen.

Diese Anzahl gleichartiger dem Cranium angefügter Bogen lässt dem Metamerencharakter entsprechend jedem Bogen auch vom Cranium einen bestimmten Abschnitt zutheilen. Aus der Erkenntniss der Metamerenbedeutung der Visceralbogen entspringt die Nothwendigkeit der Forschung nach oberen dorsalen Bogen, denn die Visceralbogen sind nur untere, ventrale. Da am ganzen Rumpftheile den unteren Bogen stets obere Bogen (seien es nun einzelne oder Paare) entsprechen und darin eine regelmässig durchgeführte Gliederung erkennen lassen, so steht zu erwarten, dass auch am Kopfe dasselbe Gesetz der Gliederung waltet, und dass nicht einseitig ventral eine ursprüngliche Gliederung auftrat, die den dorsalen Abschnitt nicht in Mitleidenschaft gezogen hätte. Am hinteren Ende des Skeletes macht sich zwar bei Fischen scheinbar eine solche einseitige, ventrale Bogenbildung geltend, die zur heterocerken Skeletform**) des Endes der Wirbelsäule führt, allein es ist nachweisbar, wie hier die mächtige terminale Entfaltung der unteren Bogen von einer Rückbildung der oberen Bogen begleitet ist, daher es keinem Zweifel unterliegt, dass der Mangel discreter oberer Bogen kein ursprünglicher, sondern ein allmählich erworbener ist. Es wird also darauf ankommen, am Cranium selbst nach Spuren zu suchen, welche auf das Bestehen einer auch da vorkommenden, der Gliederung des Visceralskeletes entsprechenden Metamerenbildung schliessen lassen und eben dadurch auch das Verhältniss des Craniums zur Wirbelsäule erläutern.

D. Das Cranium ist in seinen Formverhältnissen als das Product der Anpassung an eine Anzahl mit ihm verbundener Einrichtungen erkannt worden. Von diesen wirkt am mächtigsten umgestaltend das Labyrinth, von dem oben

*) On the Archetype of the vertebrate Skeleton. London 1848.

**) Die Bezeichnung Heterocerkie beziehe ich dabei nur auf das Skelet, in der Weise sie auffassend, wie ich mich in meinen »Grundzügen. 2. Aufl.« geäussert habe.

Digitized by Google

gezeigt wurde, wie es nicht nur zur Sonderung grösserer Abschnitte am Cranium beiträgt und eine bedeutend voluminöse Region am Cranium bestimmt, sondern wie es an dieser Region seine einzelnen Theile zum Ausdruck kommen lässt und damit wieder für das Detail der Labyrinth-Region gestaltgebend einwirkt (S. 51). In ähnlicher Weise konnte die Beziehung des Craniums zum Bulbus oculi (S. 79) und endlich am vordersten Theile zu den Nasengruben als von daher Gestalt empfangend beurtheilt werden.

Dazu kommt eine neue Reihe von umgestaltenden Einflüssen aus der Verbindung mit Theilen des Visceralskeletes, vorzüglich des Kiefer- und Zungenbeinbogens, deren craniale Articulationen mannichfache Modificationen der äusseren Form hervorrufen (S. 40, 56).

Es ist gezeigt worden, dass diese eine bestimmte Gestalt des Craniums bedingenden Factoren bei gewissen Abtheilungen der Selachier, und zwar bei den Haien in der Familie der Notidaniden am deutlichsten hervortraten, und daran reihten sich Scymnus und die Dornhaie, während die anderen zur Untersuchung gekommenen Abtheilungen sowie alle Rochen sich weiter entfernten. Sie gaben nur noch hie und da jene Anpassungen zu erkennen, welche zum grossen Theil durch neue, wiederum von anderen nachweisbaren Einflüssen erworbene Beziehungen verwischt waren. Diese Anpassungen, welcherlei Art sie auch waren, will ich als secundäre den älteren oder primären gegenüber stellen. Letztere müssen als die bei weitem wichtigeren gelten, da sie, durch Vererbung typisch geworden, von allgemeiner Bedeutung sind und für die Ausprägung der secundären Umwandlungen das Substrat abliefern. Wenn also die Aeusserungen jener primären Anpassungen nicht überall gleichmässig deutlich sind, sondern sich vielfach modificirt und umgestaltet zeigen, so wird dadurch ihr Werth nicht verringert, er muss vielmehr um so höher angeschlagen werden, als sie noch unter veränderten Verhältnissen in Rudimenten erkennbar fortbestehen.

Zu diesem hohen Werthe jener Anpassungen als umgestaltender Factoren muss ihr Product am Cranium für die Beurtheilung von dessen Differenzirung an bevorzugter Stelle in Rechnung gebracht werden. Wenn man die Ueberzeugung gewonnen hat, dass die Labyrinth-Region in Anpassung an das in sie von aussen her eingetretene Gehörorgan sich entfaltete, und dadurch im Gegensatz zu der Occipital-Region sich nicht nur im Allgemeinen voluminöser, sondern auch in ganz bestimmter Form differenzirte, so ist es eine nothwendige Consequenz dieser Auffassung, dass der fragliche Abschnitt des Craniums vor der Einlagerung und Umschliessung des Labyrinthes von dem hinter ihm angeschlossenen occipitalen Abschnitt nicht different, sondern mit ihm gleichartig gewesen sein musste. Diese

Digitized by Google

Gleichartigkeit muss um so bedeutender gewesen sein, je weniger die von Seite anderer Einwirkungen gesetzten Aenderungen zur Geltung kamen, so dass sie vor Differenzirung des Kiefer- und Zungenbeinbogens zu den bei den Haien ihnen zukommenden Form- und Volumszuständen bestanden haben muss. Wir brauchen also auch hier nur das, was wir oben als durch die Differenzirung der Gelenkverbindungen und damit in Zusammenhang stehender Fortsätze u. s. w. entstanden beurtheilen mussten, in Abrechnung zu bringen, um an einem Abschnitte des Craniums einem einfacheren, im Vergleiche mit dem occipitalen Abschnitte von diesem als nicht verschieden sich ergebenden Befunde zu begegnen.

Da aber ganz unzweifelhaft weder Labyrinth, noch Kiefer- und Zungenbeinbogen in ihrer differenzirten Form von jeher den Wirbelthieren zukamen, nachdem die Ontogenie auch diese Theile als allmählich sich ausbildende aufweist und zuvor das Stadium zeigt, in welchem sie noch nicht different waren, so ist es wieder nur ein vollkommen berechtigter Schluss, dass auch dem durch jene Theile beherrschten Abschnitte des Craniums ursprünglich eine einfachere, gleichartigere Gestalt zukommen musste.

Für die Orbital-Region gilt dasselbe, was eben für die Labyrinth-Region ausgeführt ward. Sie zeigt im gleichen Maasse ihre Anpassungen an den Bulbus des Auges und seine Hilfsorgane, sowohl in der allgemeinen Configuration, wie in der speciellen Gestaltung einzelner Theile. Vor allem ist es das Orbitaldach, welches sich als Schutzapparat über den Bulbus legt und vorn zum Praeorbitalfortsatz ausbildet, der auch, wie bei Squatina und Zygaena, selbständiger die Orbita bedecken kann. Wo es verschwindet, wie bei den meisten Rochen, sind in anderen Einrichtungen deutliche Compensationen erkennbar. Wenn die Ausbildung des Auges, besonders durch die Volumsentwickelung des Bulbus, die Differenzirung der Orbitalregion bedingt, so muss letztere vor dem Auftreten jenes Zustandes wiederum mit dem dahinter liegenden Theile des Craniums gleichartiger gewesen sein, und diess um so mehr, als auch dem Labyrinthabschnitte durch die von ihm gelieferte hintere Abgränzung der Orbita ein bedeutender Einfluss auf die Sonderung der letzteren zugestanden werden muss. Da aber mindestens die volumiuöse Entwickelung des Bulbus, wie sie sich bei den Selachiern findet, zuverlässig keine primitive Erscheinung ist, so muss für den vorhergehenden Zustand des Craniums, in welchem nach dem oben Ausgeführten ebenso noch keine Labyrinthbildung stattfand, auch die Sonderung der Orbital-Region in Abzug kommen.

Der ethmoïdale Schädelabschnitt endlich erscheint uns in gleichem Verhältnisse wie die bereits besprochenen Theile des Craniums. Da wir für die Entwickelung des Riechorganes ein Stadium kennen, in welchem dasselbe durch

Digitized by Google

eine seichte Einsenkung des Integumentes vorgestellt wird, also noch nicht von einer knorpeligen Nasenkapsel umschlossen werden kann, so wird der jenem Stadium entsprechende Zustand des Craniums ohne Verbindung mit dem Riechorgane gewesen sein. Der Ethmoïdalabschnitt des Craniums findet sich aber stets in genauer Anpassung an das Verhalten der Riechgruben und zeigt, am eclatantesten z. B. bei Zygaena, wie er durch Verbreiterung der Riechgrube nicht bloss für sich bedeutende Formveränderungen eingeht, sondern eben dadurch auch umgestaltend auf die Orbitalgegend des Craniums einwirkt (S. 89). Versetzen wir somit die Riechgrube auf das früheste Stadium, das sie bei allen cranioten Wirbelthieren durchläuft, so wird der ethmoïdale Theil des Craniums auf einer gleichfalls niederen Stufe stehen und aller der Eigenthümlichkeiten entbehren, die er durch sein Verhältniss zur Riechgrube erlangt hat.

Zur Darlegung des Einflusses, den die Ausbildung der höheren Sinneswerkzeuge, sowie die Verbindung des Schädels mit Bogen des Visceralskeletes auf die Gestaltung des Craniums äussern, ist noch die Beziehung des Craniums zu seinem Inhalte als mindestens gleich bedeutender Factor in Erwägung zu ziehen. Dabei gibt sich nach der schon oben (S. 112) gewürdigten Congruenz des Binnenraums mit den Formverhältnissen und dem Umfange des Gehirns und seiner Theile leicht zu verstehen, dass eine geringere Differenzirung des Gehirns auch den Schädelraum minder umfänglich ausprägt, was auch am Gesammtvolum des Craniums nicht ohne mindernde Einwirkung bleiben kann.

Ich betrachte demzufolge die Gestalt des Craniums als das Product von aussen wie von innen her wirkender Einflüsse, denen das ursprünglich einfache und gleichartige Cranium sich angepasst hat. Die Verschiedenartigkeit dieser Einwirkung, die anders in der Labyrinth-Region war als in der Orbital- oder Ethmoïdal-Region, und ebenso wieder am Zungenbeinbogen anders als am Kieferbogen — entsprechend der Differenzirung dieser Theile — bedingte nothwendig auch eine Verschiedenheit der durch die Anpassung betroffenen Strecken und wirkte somit sondernd, differenzirend auf das gesammte Cranium, welches dadurch in einzelne einander ungleichwerthige Abschnitte unterscheidbar ward.

E. Durch die in vorstehendem Abschnitte vorgeführten, den Einfluss der Anpassung betreffenden Reflexionen bin ich zur Rückführung des Craniums auf einen einfachen Zustand gelangt, der aber nicht erst gesucht zu werden braucht, da er bereits an einem Abschnitte des Craniums besteht. Er findet sich an dem occipitalen Abschnitte, wie dieser allerdings bei nur wenigen Selachiern (z. B. den Notidaniden) sich darstellt (S. 30). Indem dieser mindest veränderte Theil des Craniums nicht bloss in directem Anschlusse, sondern auch in einem die formale Uebereinstimmung zu höherem Werthe bringenden unmit-

Digitized by Google

telbaren Zusammenhange (S. 30) mit der Wirbelsäule steht, erhebt sich die Frage nach ferneren Aehnlichkeiten. Solche sind aus dem Verhältniss der Chorda dorsalis dargelegt worden. Dieselbe erstreckt sich nicht nur in den Knorpel des Craniums hinein, sondern bietet dort dieselbe Differenzirung einer bei manchen Selachiern persistirenden, bei anderen mehr oder minder vollständig zu Grunde gehenden Scheide.

Von grösserer Wichtigkeit als die Ausdehnung der Chorda ins Cranium ist das Verhalten der Schädelanlage zur Chorda. Wie an der Wirbelsäule sondert sich von dem in Differenzirung begriffenen, die Chorda seitlich umlagernden Knorpel eine Schicht ab, die zur skeletogenen Chordascheide sich entwickelt (S. 134). Derselbe Process, der an den Bogenanlagen der Wirbelsäule stattfindet, greift somit auch am Knorpel des embryonalen Craniums Platz und lässt darin Wirbelsäule und Schädel übereinstimmen.

Bringt man diese Thatsache mit den die Anpassungsverhältnisse betreffenden Folgerungen in Verbindung, so wird für die Uebereinstimmung des Craniums mit der Wirbelsäule eine neue Instanz gewonnen. Diese Uebereinstimmung wird nur durch zwei, aber ausserordentlich wichtige Thatsachen modificirt und beschränkt. Die erste ist die anscheinend fehlende Gliederung des Craniums, die zweite beruht in der Beschränkung der cranialen Chorda auf einen Abschnitt des Craniums, indem nur die Basis bis zur Sattellehne durchzogen wird. Das letztere Verhalten soll später in seiner Bedeutung besprochen werden.

F. Bei der Frage nach einer auf Wirbel beziehbaren Segmentirung oder Gliederung des Craniums wird man sich zunächst die Art der Gliederung vorzulegen haben, in welcher die Erscheinung an der Wirbelsäule auftritt. Hier werden nicht sowohl die hoch differenzirten, sondern vielmehr niedere Formen in Betracht kommen dürfen.

Bei solchen findet sich nun die Chorda allgemein ohne Beziehung zur Metamerenbildung. Sie durchsetzt bei Cyclostomen, den Dipnoï und Chimären und ganz ähnlich auch bei manchen Selachiern die Axe des Rückgrates. Bei den Embryonen aller höheren Wirbelthiere trifft sich ein diesem Verhalten entsprechender Zustand, wenn auch nur in vergänglicher Form. Die Wirbel darstellende Gliederung betrifft dann nur die perichordalen Theile, welche in der einfachsten Form obere und untere Bogenstücke vorstellen.

Nicht immer jedoch sind diese Bogen und die ihnen zugehörigen Theile discret. Es sind nicht wenige Fälle bekannt, bei denen ganze Strecken der Wirbelsäule (Complexe von Wirbeln) aus continuirlichem Knorpel bestehen und ausser wenigen Eigenthümlichkeiten der Oberflächensculptur nur aus dem Ver-

Digitized by Google

halten der die Wand des Rückgratcanals durchsetzenden Spinalnerven zu erkennen geben, dass sie nicht etwa ein einziger ausserordentlich verlängerter Wirbel sind, sondern Summen von Wirbeln vorstellen. Solche Verhältnisse bietet der vorderste Abschnitt der Wirbelsäule der Chimären. Wir finden sie in noch grösserer Ausdehnung bei den Rochen. Endlich treffen sie sich bei den Stören, aber mit der bemerkenswerthen Eigenthümlichkeit, dass der betreffende Wirbelcomplex mit dem Cranium continuirlich zusammenhängt, eine Art Fortsetzung dieses Zustandes auf das Cranium darbietend.

Obgleich noch keineswegs feststeht, ob diese Abschnitte der Wirbelsäule ontogenetisch aus discreten Wirbeln entstehen, oder ob sie sofort continuirlich angelegt werden, so sieht man sie doch nicht als etwas der Wirbelsäule Fremdes an und hält sie gewiss mit Recht für Wirbelcomplexe. Das für diese Auffassung Maassgebende kann nicht eine hier gar nicht vorhandene Sonderung in beweglich verbundene Abschnitte sein, sondern nur der Umstand, dass die formale Beschaffenheit im Wesentlichen mit der Wirbelsäule übereinstimmt, dass diese Abschnitte ähnliche Fortsätze tragen wie die discreten Wirbel und gleich diesen auch Spinalnerven austreten lassen.

Die Bedeutung, welche ich dem Vorkommen solcher Wirbelcomplexe für die Beurtheilung des Craniums zuschreibe, verlangt von mir mehr als ihre blosse Erwähnung. Alle drei aufgeführten Gebilde stimmen darin überein, dass bei ihnen die einzelnen »verschmolzenen Wirbel« Eigenthümlichkeiten ausgebildet haben, die ihnen sonst an anderen Abschnitten der Wirbelsäule nicht zukommen, und solche Eigenschaften verloren, welche sie sonst besassen. Einige sehr bemerkenswerthe Verhältnisse hebe ich hervor.

Bei den Stören erstreckt sich das Parasphenoïd auf die dem Cranium verschmolzenen Wirbel und die Austrittsstellen der betreffenden Spinalnerven sind für jeden Wirbelabschnitt vermehrt (ich finde jederseits deren drei über einander gelagert), wobei ich unentschieden lassen muss, in welchem Verhältnisse hiezu die Wurzeln der Spinalnerven stehen. Die Chimären besitzen die vordersten 10—12 Wirbel zu einem Complex verbunden, der durch die mächtige Entfaltung eines aus den verschmolzenen Dornfortsätzen gebildeten Gerüstes für die Einlenkung des Stachelstrahles der Dorsalflosse als eine Anpassung an jenen Strahl erscheint. Die Chorda ist in diesem ganzen Abschnitte auffallend dünner als in dem dahinter gelegenen und ist zugleich auch seitlich vom Bogenknorpel umwachsen. Am bedeutendsten sind die Veränderungen bei den Rochen*), wo der

*) Die Zahl der auch mit den Körpern meist spurlos verschmolzenen Wirbel beträgt bei Rhynchobatus 17, der vorderste ist von bedeutender Länge. Bei einer Raja zähle ich 35, bei

Digitized by Google

Gegensatz zur übrigen Wirbelsäule durch die an letzterer vorhandene Ausbildung der an dem grössten Theile des verschmolzenen Abschnittes nicht einmal angedeuteten Wirbelkörper am prägnantesten hervortritt. Das fragliche Stück der Wirbelsäule bietet hinten äusserlich schon völlige Verschmelzung, während innerlich noch eine Reihe von Wirbelkörpern unterscheidbar ist, die nach vorn zu mit Abnahme des Volums der intervertebralen Chorda kleiner werden. Darauf folgt der grössere Theil des Complexes, an welchem gar keine Wirbelkörper unterscheidbar sind, nachdem schon am hinteren Theile die Bogen zusammenflossen. Rhynchobatus besitzt den vorderen Theil des Complexes von der Chorda gleichmässig durchzogen, sie ist als ein weisser Faden dem blossen Auge leicht unterscheidbar. Raja dagegen und Torpedo lassen hier auch diesen Chordarest nicht wahrnehmen, und der ganze den Wirbelkörpern entsprechende Basaltheil des fraglichen Rückgratabschnittes erscheint, abgesehen von der corticalen Verkalkung, gleichmässig knorpelig. Ausser durch die Verschmelzung der Bogen und der Körper ist also auch durch das Verhalten der Chorda dorsalis jede Spur einer Gliederung, soweit sie nicht durch die austretenden Nerven erkannt werden kann, getilgt, und diess Verhalten ist um so bedeutungsvoller, als es an einer verhältnissmässig sehr spät erworbenen, weil erst innerhalb der Abtheilung der Selachier aufgetretenen Einrichtung sich kundgibt. Wir sehen also, wie an ganzen Abschnitten der Wirbelsäule die Spuren der Wirbel sich verwischen.

Durch solche Bildungen wird das Kriterium des Wirbels nicht sowohl in einer vollständigen Sonderung und der daraus hervorgehenden beweglichen Verbindung mit vorhergehenden und nachfolgenden homodynamen Theilen zu suchen sein, sondern in der Beziehung zu einem ihm entsprechenden Körperabschnitte (Metamer), den die Bogen des Wirbels stützen und für den der Wirbel einen Spinalnerven austreten lässt.

Ich löse damit den Schwerpunkt des Wirbelbegriffs von dem discreten Verhalten der Bogen ab, wie man ihn bei persistirender Chorda schon längst von der Sonderung knorpeliger Wirbelkörper unabhängig stellte, und lege ihn auf die Beziehungen, die ein fraglicher Abschnitt des Rückgrates zu anderen Theilen besitzt, die sich als ihm und damit auch einem und demselben Metamer zugehörig kundgeben. Eine Berechtigung zu diesem Verfahren bietet

Torpedo 15. Bei anderen Rochen scheint die Concrescenz eine minder vollständige zu sein, und auch am vorderen Abschnitte des fraglichen Stückes kommen Andeutungen von Wirbelkörpern vor. Dieser gedenkt Stannius (Zootomie der Fische, S. 17, Anmerkung) bei Trygon, Aëtobatis, Rhinobatus. Wenn er auch Torpedo diesen beizählt, so stimmt meine Wahrnehmung damit nicht überein.

Digitized by Google

ausser den schon berührten Verhältnissen besonders die Wirbelsäule der Haie dar, wo die Bogenbildungen ausserordentlich variiren und schon durch die Vermischung mit anderen Stücken, den Intercalarknorpeln, wechselnde Zustände besitzen. Um Vieles beständiger ist dagegen das Verhalten der Spinalnerven.

In Anwendung dieser Erwägungen auf das Cranium kann man sich die Frage vorlegen, ob nicht auch an diesem Theile des Axenskeletes eine primitive Concrescenz von Wirbeln vorhanden sei, deren Product (das Cranium) durch die vielfachen Anpassungen einzelner Abschnitte an äussere Einwirkungen derart sich modificirt habe, dass die einzelnen Wirbelsegmente bis zur Unkenntlichkeit zurückgetreten seien.

Der Versuch einer Beantwortung dieser Frage wird vor Allem zu einer Prüfung der Nerven führen, welche das Cranium verlassen, und dabei werden vorzüglich deren Austrittsverhalten aus dem Cranium und ihre Endbezirke ins Auge zu fassen sein.

Zweiter Abschnitt.

Vergleichung der Kopfnerven mit Beziehung auf das Kopfskelet.

A. Bezüglich des Verhaltens der Kopfnerven hat zunächst der N. vagus in Betracht zu kommen. Dieser bietet bei den Selachiern einige von den Knochenfischen und noch mehr von den höheren Wirbelthieren abweichende Befunde dar, welche ich früher schon einmal hervorgehoben und auch erklärt habe *. Sie boten im Vergleich mit jenen einen Zustand der Indifferenz, denn sowohl die Verhältnisse der bezüglichen Nerven bei Teleostiern als auch bei den höheren Vertebraten konnten davon abgeleitet werden, nicht aber war umgekehrt der Selachierbefund von jenen anderen Zuständen ableitbar.

Der Vagus der Selachier setzt sich in seinem Hauptheile aus einer grossen Anzahl von einzelnen Nervenwurzeln zusammen, die in einer continuirlichen Reihe aus der Seite der Medulla oblongata hervortreten, und zwar von den oberen oder dorsalen Strängen. Diese Wurzeln convergiren gegen das weite Vagusloch und vereinigen sich dort zu einem einzigen, die Schädelwand durchsetzenden Stamme.

*. Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, S. 497.

Digitized by Google

Sowohl im Austritte aus der Medulla oblongata als im Verlaufe durch die Schädelhöhle zum Vagusloch bieten sich manche bemerkenswerthe Einzelheiten. Bei einem Theile der Selachier sind nämlich die Wurzeln enger an einander geschlossen und erscheinen, soweit sie in discreten Strängen unterscheidbar sind, in minderer Zahl. Bei anderen ist die Zahl der einzelnen Wurzeln grösser, die einzelnen Stränge sind vollständiger von einander gesondert. Wenn man nicht annehmen will, dass im Verhalten der Anzahl dieser Wurzeln eine ganz bedeutende Schwankung waltet, so wird man beide Befunde dadurch verknüpfen müssen, dass man die verminderte Zahl der Wurzeln durch Verschmelzung aus einer grösseren entstanden sich vorstellt. In der That findet man auch nicht wenig Belege hiefür, indem sich einzelne benachbarte Wurzeln nur stellenweise mit einander enger verbunden zeigen, während die Trennungsspuren bei anderen schon verschmolzenen durch oberflächlich verlaufende Furchen verschieden deutlich ausgedrückt sind. Am bedeutendsten besteht die Sonderung der einzelnen Wurzeln bei den Notidaniden, dann bei Scymnus. Hier sind vorzüglich die hintersten Wurzelfäden vollständig discret. Die letzten davon nehmen zugleich, wie ich bei Hexanchus fand, einen eigenthümlichen Verlauf. Sie entspringen an dem an die Medulla oblongata angeschlossenen, aber noch in der Schädelhöhle liegenden Theil des Rückenmarkes. Die hintersten verlaufen vorwärts und verbinden sich allmählich mit den vorhergehenden, so dass ein von hinten nach vorn verlaufendes Fädchen entsteht, welches in lateraler Wendung sich den übrigen schräg nach hinten und aussen verlaufenden beischliesst. Die in diesem Verhalten betroffenen Wurzeln sind nicht auf beiden Seiten gleich, sind auch nicht etwa von den vor ihnen verlaufenden gesondert und machen in gar keiner Weise den Eindruck irgend einer sie von den übrigen auszeichnenden Selbständigkeit. Das ganze Verhalten erscheint dadurch bedingt, dass ein Theil der Vaguswurzeln noch hinter der Durchtrittsstelle durch das Cranium entspringt und auf dem Wege zu dieser Stelle mit den vorhergehenden Wurzeln zusammentrifft. Es ist also weniger eine in den Wurzeln liegende, als eine nur an ihnen sich äussernde Besonderheit, die in den Beziehungen zur Durchtrittsstelle durch das Cranium ihre Ursache hat.

Was den Unterschied der vorderen und der hinteren Wurzelfäden bezüglich des discreten Verhaltens angeht, so füllt er vollständig mit der Verschiedenheit in der Stärke der einzelnen Wurzeln zusammen; die Verschmelzung der Wurzelstränge ist um so bedeutender und vollständiger, je mächtiger letztere sind, und andererseits verhalten sich die Wurzeln wieder um so vollständiger discret, je feiner sie sind. Es ist leicht begreiflich, dass der eine Zustand in den anderen übergehen muss, wenn die bezügliche Veränderung stattfindet, dass

Digitized by Google

die feinen discreten verschmelzen und die starken verschmolzenen discret werden müssen, wenn in der sich ändernden Mächtigkeit die Bedingung dazu entsteht (vergl. »die Kopfnerven von Hexanchus«, Jen. Zeitschr. VI, Taf. XIII, Figg. I und III). Diese Verhältnisse werden also von der grösseren oder geringeren Ausbildung der Wurzeln abgeleitet werden müssen.

Mit den reihenweise austretenden Wurzeln des Vagus darf ein Verhalten der Medulla oblongata in Zusammenhang gebracht werden, nämlich die »perlschnurförmig an einander gereihten Erhabenheiten«, welche den Haien allgemein zukommen, aber den Rochen fehlen. Busch *) hat sie gut beschrieben, und von Scymnus und Hexanchus, auch vom Stör abgebildet. Sie liegen nicht, wie Stannius **) für einige Selachier angibt, am Boden der Rautengrube, sondern genau an der Seitenwand. Diese Erhabenheiten, deren bei Hexanchus sechs bestehen (vergl. meine oben citirte Abhandlung Fig. II *g*), gehören einem vom Calamus scriptorius aus die Rautengrube oben und hinten begrenzenden Längsstrange an, der in die hinteren Rückenmarksstränge übergeht. Der Strang (*s*) verdoppelt sich nach vorn zu durch Spaltung in einen oberen (*s*) und unteren. Letzterer trägt die Anschwellungen (*g*), von denen die erste und die letzte weniger deutlich entwickelt ist als die dazwischen befindlichen. Die vorderste ist aber bei alledem die stärkste. Aus ihr setzt sich der Strang, viel dicker als hinten, in parallelem Verlaufe mit den am Boden der Rautengrube vorspringenden Vordersträngen (Fig. II *p*) des Rückenmarks (vorderen Pyramiden) nach vorn zu fort, um dann etwas seitwärts auszubiegen. Er vereinigt sich da mit dem oberen Strange in der als Lobus nervi trigemini (Fig. III *lt*) bekannten Anschwellung der Umgrenzung des vorderen Abschnittes der Rautengrube. Der obere Strang beginnt als eine schmale, die fraglichen Erhabenheiten von oben und von der Seite her etwas bedeckende Lamelle, die nach vorn zu stärker wird. Dabei entfernt sie sich vom unteren Strange, und tritt vorn, einen median gerichteten Winkel bildend, in die genannten Lobi ein. Sie grenzt unmittelbar an das Dach der Rautengrube. Die eben beschriebenen Anschwellungen entsprechen genau der Austrittsstelle der stärkeren Vaguswurzeln, so dass es nahe liegt, in ihnen die Ursprungsganglien des Vagus zu sehen. Betrachten wir das vorläufig als eine gewiss zu rechtfertigende Annahme, so ist mit dem Auftreten dieser »Ganglien« die Stärke der betreffenden Vaguswurzeln in Einklang zu bringen, und die nach hinten zu erfolgende Abnahme harmonirt mit dem Schwächerwerden derselben, bis die feineren Wurzeln endlich keine ihnen entsprechende Anschwel-

*) De Selachiorum et Ganoideorum encephalo Diss. Berolini 1845.

**) Zootomie der Fische, S. 138.

Digitized by Google

lungen an der Wand der Rautengrube besitzen, sondern von dem indifferenten leistenförmigen Vorsprunge abgehen.

In der Beziehung der voluminöseren und dadurch differenteren Vaguswurzeln zu Anschwellungen der Medulla oblongata ist somit dasselbe Causalverhältniss zu erkennen, welches oben zwischen der Stärke der Wurzeln und den Beziehungen der Wurzeln zu einander statuirt wurde. Da aber aus dem letzteren Verhältnisse mit der Volumszunahme der Wurzeln eine Concrescenz derselben abgeleitet wurde, ist es von Wichtigkeit, gerade für diese nach dem Austritte aus der Medulla minder discreten Theile des Vagus in den einzelnen Ganglienanschwellungen an den Ursprungsstellen discrete Gebilde anzutreffen. Dadurch wird der peripherisch verschmolzenen Partie der Vaguswurzeln eine centrale Sonderung zu Theil, die am peripherisch gesonderten Abschnitte nicht unterscheidbar ist, wie oben bemerkt, im Zusammenhange mit der geringeren Volumsentfaltung der bezüglichen Wurzeln *).

Indem wir die mehrfachen Vaguswurzeln mit diesen in den Sinus rhomboidalis vorragenden Anschwellungen eines Stranges der Wand des genannten Sinus in Zusammenhang bringen, und in Erwägung ziehen, dass solch' centrale Anschwellungen eher den Ursprungsstellen eines mit einem Spinalnerven vergleichbaren Nerven entsprechen möchten als den einzelnen Wurzelfäden eines solchen, so wird sich daraus eine neue Frage bilden. Diese wird dahin zu formuliren sein, ob der so aus einer Reihe einzelner hinter einander liegender Wurzeln entstandene Stamm des Vagus einem einzigen Spinalnerven entspricht, oder ob er nicht vielmehr eine Summe von solchen vorstelle, folglich aus einer Summe von einzelnen mit Spinalnerven homodynamen Nerven entstanden angenommen werden dürfe.

Zur näheren Prüfung dieser Frage haben wir vor Allem noch zwei That-

*) Bei der Erwägung des Umstandes, dass den stärkeren Nervenwurzeln einzelne Anschwellungen des Centralorganes entsprechen, wird an das Verhalten, welches das Rückenmark, z. B. bei Trigla, an den Ursprüngen stärkerer Nerven auch äusserlich aufweist, erinnert werden dürfen. Man kann hier einwenden, dass in diesem Falle doch etwas Anderes vorliege, da die Anschwellungen zunächst nur als äusserliche bekannt seien, während sie bei Hexanchus wie überhaupt bei den Haien in die Höhlung eines Sinus vorspringen. Darauf wäre zu entgegnen, dass die Anschwellung selbst die Hauptsache ist, und der Ort des Vorragens Nebensache, die durch andere Verhältnisse bestimmt wird. Wo ein engerer Binnenraum das Vorragen nach innen verbietet, wird die Vermehrung der Elementartheile einer Strecke eine Vorragung nach aussen bedingen, während eine geräumige Höhle, wie die Rautengrube, einer Vermehrung der Formelemente ihrer Wände in Gestalt nach innen ragender Anschwellungen aufzutreten gestatten wird.

Digitized by Google

suchen herbeizuziehen. Die erste betrifft eine schon von Stannius*) gewürdigte »Eigenthümlichkeit«. Er sagt: »In die Bahn des Vagus treten hier (bei Spinax und Carcharias) ein Paar vordere Wurzeln ein, welche rücksichtlich ihrer Ursprungsverhältnisse ganz ebenso sich verhalten wie die vorderen Wurzeln der Spinalnerven. Die vorderste dieser Wurzeln entsteht mit einem einfachen, die zweite mit einem doppelten Wurzelstrange. Jede tritt durch einen eigenen abgesonderten Knorpelcanal auswärts, um in die die Schädelhöhle verlassende Nervenmasse des Vagus überzugehen. Höchst wahrscheinlich sind diese Wurzeln dem eigentlichen Vagus fremd und ihm nur temporär juxtaponirt.«

Von diesen Nervenfädchen bestehen bei Hexanchus mindestens drei bis vier Paare, die von vorn nach hinten an Stärke zunehmen. Sie treten in Canäle, welche die Occipital-Region des Craniums durchsetzen und dort in einer continuirlichen Linie unterhalb der Austrittsstelle des Vagus zu finden sind. Sie liegen mit den unteren resp. vorderen Wurzeln der Spinalnerven in gleicher Reihe (S. 34). An dem Taf. IV, Fig. 2 abgebildeten Schädel von Hexanchus fand ich die Austrittsstelle dieser Nerven durch fünf feine in einer Reihe liegende Oeffnungen dargestellt, kann aber nicht entscheiden, ob hier die Zahl der Nerven eine entsprechende war. Dass nicht allgemein übereinstimmende Verhältnisse bestehen, ergibt sich daraus, dass diese Nerven in einem Falle zu drei Paaren, in einem anderen zu vier Paaren vorkamen.

Auch der Befund am Cranium verweist dem entsprechend auf eine Vermehrung. Jedenfalls sind diese Canälchen sämmtlich in gleicher Lagerung und auch in gleichem Abstande anzutreffen. Sie bieten bei den anderen Selachiern eine Minderung (S. 34), entsprechend der Reduction, welche die sie durchsetzenden Nerven erleiden.

Diese sämmtlichen Nervenfäden verlaufen in die Bahn des Vagus oder verbinden sich ausserhalb des Schädels mit dem Stamme dieses Nerven (Stannius), und bilden so einen Bestandtheil des Vagus. Sie als »dem eigentlichen Vagus fremd« anzusehen, liegt also nicht nur kein Grund vor, sondern wir werden sie hier dem Vagus zuzuschreiben haben, wenn sie auch bei den höheren Wirbelthieren die Elemente des Hypoglossus vorstellen. Stannius glaubt, dass diese fraglichen Nerven vom Vagus ab zu Muskeln treten, welche, »über dem äusseren Kiemenkorbe gelegen«, »die Schulter vorwärts ziehen«. Darnach würde der Vagus sich hier als ein gemischter Nerv herausstellen, der seine unteren vorderen Wurzeln von einer Reihe selbständig entspringender und selbständig austretender Nervenfädchen empfängt. Sehen wir nun jene getrennt den

*) Das peripherische Nervensystem der Fische, p. 83.

Digitized by Google

Schädel durchsetzenden Fädchen als untere (vordere) Wurzeln des Vagus an, so werden wir diesen Wurzeln nach ihrem ganzen Verhalten bezüglich Ursprung und Verlauf bei der Vergleichung mit unteren vorderen Wurzeln von Spinalnerven dieselbe Bedeutung zuschreiben müssen. Wir werden aber nicht einfach alle zusammen, sondern jedes von ihnen der unteren vorderen Wurzel eines Spinalnerven für homodynam erachten, wie denn auch ein Blick auf die Austrittsstellen der fraglichen Fädchen sie mit jenen der unteren vorderen Wurzeln der Spinalnerven völlig in Uebereinstimmung zeigt (vergl. Taf. IV, Fig. 2 *vg*). Dadurch gelangen wir zu dem Schlusse, dass bei Hexanchus eine Summe von unteren Wurzeln zum Vagusstamme tritt, dass also der Vagus bezüglich seiner unteren Wurzeln einer Summe von Spinalnerven entspricht. Zur Vergleichung dieser Nerven mit den Wurzeln einzelner Spinalnerven berechtigen uns nicht bloss die ziemlich weit von einander entfernten Austrittsstellen, sondern auch der selbständige Durchtritt der einzelnen Nerven durch die Schädelwand, in einer mit den unteren Wurzeln von Spinalnerven ganz übereinstimmenden Weise.

Aus der Vergleichung der unteren Wurzeln des Vagus mit einer Mehrzahl von unteren Wurzeln von Spinalnerven ergibt sich mit Nothwendigkeit eine damit im Einklang stehende Auffassung des sogenannten »eigentlichen Vagusstammes«, d. h. jenes in continuirlicher Reihe aus den theilweise mit Anschwellungen versehenen seitlichen Strängen der Medulla hervorgehenden Wurzelcomplexes. Wenn wir die einzelnen austretenden Nervenbündel desselben als obere oder hintere Wurzeln beurtheilen, so werden wir, nachdem wir die vorerwähnten Nerven als den unteren Wurzeln *mehrfacher* Spinalnerven homodynam fanden, auch für jene oberen (hinteren) Wurzeln die Homodynamie *mit einer Summe* von Spinalnerven aufstellen müssen. Diesem entspricht auch vollkommen das Verhalten jener Wurzeln, ihr discreter Austritt aus der Medulla, sowie die Beziehungen, wenigstens der stärkeren Wurzeln zu den oben beregten Erhabenheiten.

Wir deuten also die geschilderten anatomischen Thatsachen bezüglich des Vagus dahin, dass wir denselben als aus einem Complexe nach dem Typus der Spinalnerven sich verhaltender Nerven zusammengesetzt betrachten, wobei die hinteren resp. oberen Wurzeln sich schon auf ihrem Verlaufe durch das Cranium, das sie gemeinsam durchsetzen, zu einem Stamme verbinden, indess die vorderen resp. unteren Wurzeln nicht bloss getrennt aus der Medulla oblongata, sondern auch getrennt durch den Schädel treten, und erst alsdann mit dem aus den oberen Wurzeln gebildeten Stamme sich verbinden.

Jene unteren Wurzeln zusammen als einem einzigen Nerven entsprechend anzusehen, lässt viel triftigere Einwände zu, als die entgegengesetzte hier vor-

Digitized by Google

geführte Annahme. Zunächst ist die relativ bedeutende Entfernung der Austrittsstellen ein Gegengrund, dann das selbständige Verhalten beim Durchtritte, endlich als wichtigstes Moment das Fehlen von hinteren oberen Wurzeln, deren ein Nerv, wenn er mit Spinalnerven verglichen werden soll, nicht entbehren darf. Will man aber trotz alledem jene vorderen Nerven als getrennte Theile eines einzigen Nerven, resp. als untere oder vordere Wurzeln eines solchen betrachten und in dem übrigen Vagusstamme die hiezu gehörigen oberen oder hinteren Wurzeln finden, so tritt, ganz abgesehen von dem bezüglich des Befundes dieses Stammes bereits Dargelegten, in der peripherischen Verbreitung der fraglichen Nerven eine Reihe nicht zu beseitigender Schwierigkeiten hervor, welche dieser Auffassung sofort den Boden entziehen.

Diese peripherische Verbreitung bildet das zweite für das Verständniss des Vagus wichtige Moment. Sie muss daher genauer betrachtet werden, obschon das meiste davon bereits bekannte Thatsachen betrifft. Schon auf dem Verlaufe durch den Endabschnitt des Schädelcanals beginnt der durch das Zusammentreten der Wurzeln der oberen Reihe gebildete Stamm des Vagus zu einem Ganglion anzuschwellen. Vom Ende dieses Abschnittes entspringt bei Hexanchus ein feiner in den Schädelknorpel eindringender Zweig, der erst nach aussen sich wendet, dann am hinteren Bogengange des Labyrinthes vorüber, aber hinter demselben aufwärts tritt, um mehr medianwärts zu verlaufen. Der Nerv gelangt dann auf der Schädeloberfläche zum Austritt. Es ist ein Ramus dorsalis, der nach der Angabe von Stannius bei anderen Selachiern fehlen soll.

An der Anschwellung des Vagusstammes scheint bei Hexanchus der erste stärkste Wurzelstrang nicht betheiligt zu sein. Derselbe liegt im Schädelcanal zwar dicht an den übrigen Wurzeln und ist mit diesen auch durch Faseraustausch verbunden. Aber bereits an der zweiten Hälfte des betreffenden Schädelcanals, da wo die Ganglienbildung des Stammes beginnt, löst sich die Fortsetzung jenes Wurzelstranges vom anliegenden übrigen Vagus ab und geht in eine langgestreckte selbständige Anschwellung über, die noch ausserhalb des Canals wahrnehmbar ist. Daraus setzt sich ein Nerv fort, der zwar dem übrigen Vagus noch eine kurze Strecke weit angelagert bleibt, aber alsdann sich seitwärts zum zweiten Kiemenbogen wendet. Bevor er zu diesem tritt, sendet er einen Ast zum ersten Kiemenbogen, der dort mit dem Stamme des Glossopharyngeus auf dem Knorpel seinen Verlauf und zur vorderen Kieme der zweiten Tasche seine Verzweigung nimmt. Es besteht also hier am ersten Kiemenaste des Vagusstammes eine anderen Selachiern nicht in diesem Grade zukommende Selbständigkeit, ein Kiemenast, der bei anderen inniger mit dem Stamm verbunden ist, erscheint in discreter Form.

Digitized by Google

Der folgende Theil des Vagus lagert auf den dorsalen Gliedstücken der Kiemenbogen und sendet ebenso viele Aeste zu diesen, wo sie sich gleich jenem erst beschriebenen verhalten, also immer einen schwachen Zweig zum nächst vorhergehenden Kiemenbogen absenden. Dieser kleinere Ast gibt nahe an seiner Ursprungsstelle je einen Ramus pharyngeus ab, welches Verhältniss man so auffassen kann, dass jeder Ramus branchialis sich in drei Zweige theilt, davon der vordere schwächere zum nächst vorhergehenden, der hintere stärkere zum nächst folgenden Kiemenbogen gelangt, indess ein zwischen diesen beiden austretender dritter Zweig zum Pharynx sich begibt. Die Rami pharyngei versorgen theils die Muskulatur zwischen den dorsalen Endgliedern der Kiemenbogen, theils gelangen sie an der Schleimhaut des Pharynx zur Vertheilung. Als besonders beachtenswerth hebe ich hervor, dass in diesen Pharynxästen eine Uebereinstimmung jedes einzelnen Ramus branchialis des Vagus mit dem Glossopharyngeus besteht. Selbst der Facialis kann ohne jede Schwierigkeit hieher bezogen werden, indem dessen Ramus palatinus dem Ramus pharyngeus des Glossopharyngeus oder eines Ramus branchialis des Vagus sich völlig gleich verhält. Nehmen wir hiezu noch das Verhalten des Facialis zur Spritzlochkieme, so ist am Facialis ebenso gut wie am Glossopharyngeus und an einem der Rami branchiales des Vagus die Theilung in drei Zweige nachweisbar, und der Spritzlochast erscheint homolog einem Ramus anterior, wie der Ramus hyoïdeus einen Ramus posterior und der Ramus palatinus einen Ramus pharyngeus repräsentirte. Die Fortsetzung des Vagusstammes bildet den »Ramus intestinalis«, dessen Verhalten für unsere Zwecke zunächst ebenso wenig als jenes des Ramus lateralis in Betracht zu kommen braucht.

Jeder einzelne Kiemenast des Vagus versorgt also einen Bogen des Visceralskeletes mit einem stärkeren Aste und sendet einen viel schwächeren zum vorhergehenden Bogen. Diese Vertheilung jedes Kiemenastes wird besonders bedeutungsvoll, indem sie mit der Verzweigung des N. glossopharyngeus und des N. facialis in Einklang steht.

Für das Verhalten des Vagus in den niederen Formen der Selachier ergeben sich somit folgende thatsächliche Momente *):

1) Der Nerv setzt sich aus oberen (hinteren) und unteren (vorderen) Wurzeln zusammen.

*) Die Beziehungen des Vagus der Selachier zu dem der Teleostier und der höheren Wirbelthiere habe ich in dem bereits citirten Aufsatze »über die Kopfnerven von Hexanchus«, Jenaische Zeitschrift, Bd. VI, dargelegt und dort durch jene Vergleichung im Verhalten des Vagus der Selachier ein indifferentes Stadium aufgedeckt, aus dem sich verschiedene neue Combinationen ablösen. Bezüglich des Ausführlichen muss auf den Aufsatz selbst verwiesen werden.

Digitized by Google

2) Beiderlei Wurzeln bestehen aus einer Mehrzahl discret aus der Medulla kommender Nervenstränge.

3) Von den unteren (vorderen) verlässt jede das Cranium durch einen besonderen in gleicher Höhe mit den Austrittscanälen der vorderen Wurzeln der Spinalnerven liegenden Canal.

4) Die oberen (hinteren) vereinigen sich zu einem gemeinsamen Strange.

5) Den Austrittsstellen der stärkeren oberen Wurzeln entsprechen Anschwellungen der Medulla oblongata.

6) Die Vertheilung jedes Ramus branchialis des Vagus findet an den Kiemenbogen in eben derselben Weise statt wie die des Glossopharyngeus an den ersten Kiemenbogen oder des Facialis an den Zungenbeinbogen.

7) Der Vagus sendet einen Ramus dorsalis ab, der jedoch nur den niederen Selachierformen zukommt.

Indem ich nun mit diesen Thatsachen die bereits oben (S. 257) erörterte Erwägung verknüpfe, dass die Bogen des Visceralskeletes Metameren vorstellen, oder doch ventrale Theile von solchen, so wird der an dieselben sich verzweigende Theil des Vagus (d. h. die sämmtlichen Rami branchiales) gleichfalls unter diesen Gesichtspunkt fallen, und jeder Ramus branchialis vagi wird einem Nerven zu vergleichen sein, der ein Metamer versorgt. Demgemäss muss der Vagus aus einer Anzahl von metameren Nerven zusammengesetzt erklärt werden, und diese Zahl wird zum mindesten der Summe von Kiemenbogen entsprechen, welche Rami branchiales empfangen. **Es muss also für den Vagus eine ursprüngliche Sonderung in einzelne Nerven bestehen, die den Spinalnerven ähnlich aus vorderen und hinteren Wurzeln sich zusammensetzten.** Das discrete Verhalten der unteren Wurzeln leite ich aus dem Fortbestehen jenes primitiven Zustandes ab. Dieser erhält sich hier in einer mit den Spinalnerven übereinstimmenden Weise, an den oberen Wurzeln dagegen ging er bezüglich der Austrittsstellen aus dem Cranium verloren.

In letzterem Befunde liegt ein beachtenswerther Einwand gegen die vorgetragene Auffassung, ein zweiter kann aus dem Verhalten des Ramus dorsalis entnommen werden und ein dritter endlich aus dem incongruenten Zahlenverhältnisse der oberen und der unteren Wurzeln.

Wenn der Vagus der Selachier aus einer Anzahl einzelner für eine entsprechende Zahl von Metameren bestimmter Nerven zusammengesetzt ist, so muss, wird man sagen können, die Zahl der oberen Wurzeln jener der unteren entsprechen, es müssen eben so viele Rami dorsales vorhanden sein als Rami ventrales (d. h. Rami branchiales) bestehen, und endlich muss auch für die oberen

Digitized by Google

Wurzeln derselbe discrete Durchgang durch die Schädelwand sich vorfinden, wie er für die fraglichen unteren Wurzeln sich erhalten hat.

Diesen Einwänden lässt sich Folgendes entgegnen. Was zuerst die bestehende Incongruenz der Wurzelzahl betrifft, so schwindet die Bedeutung des Einwandes durch die Beachtung des Umstandes, dass weder für obere noch für untere Wurzeln die Zahl feststeht. Für die unteren Wurzeln ist eine Reduction nachweisbar, indem sie von vier (oder fünf?) bei den Notidaniden auf drei, zwei und schliesslich auf eine sich rückbilden. Dadurch wird die Annahme sehr nahe gelegt, dass schon bei den Notidaniden eine Reduction der Zahl Platz gegriffen hat, dass also auch hier keineswegs die volle ursprüngliche Zahl des primitiven Verhaltens in unverändertem Zustande sich findet. Bezüglich der oberen Wurzelreihe ist zu bemerken, dass ihre Zahl die der Rami branchiales und damit der ihnen zugehörigen Metameren bedeutend übertrifft, so dass die Frage entsteht, ob durch diese grosse Wurzelzahl nicht auf eine ursprünglich gleich grosse Zahl von Kiemenbogen, also auf eine im Vergleiche mit dem wirklichen Befunde bedeutende Vermehrung geschlossen werden dürfte. Darauf kann keine bestimmte Antwort gegeben werden, wie denn jene Frage noch unter die Probleme gehört *).

Es ist also eine Congruenz der oberen und unteren Wurzeln des Vagus nicht direct nachweisbar, allein der daher abzuleitende Einwand wird doch nicht gelten können, da die Voraussetzung einer Congruenz nur den primitiven Zustand betreffen kann, der bei den Selachiern, auch bei den niedersten Formen derselben, nicht mehr existirt und auch nicht behauptet ward. Die veränderten Einrichtungen der Organisation der betreffenden Körpertheile müssen als die Factoren gelten, welche die Uebereinstimmung der Zahl oberer und unterer Wurzeln gestört haben, für welche Uebereinstimmung die in den unteren Abtheilungen der Selachier bestehende grössere Zahl der unteren Wurzeln ein annäherndes Zeugniss abgibt.

Derselbe allgemeine Gesichtspunkt dient zur Beurtheilung des Mangels zahlreicher Rami dorsales. In dem Vorkommen eines einzigen stimmt Hexanchus mit Teleostiern überein. Die Verbreitung dieses Nerven wird ursprünglich eine allgemeine gewesen sein, da er sich in divergenten Gruppen erhielt, und wenn er anderen Selachiern fehlt, so ist er durch Rückbildung verloren gegangen. Ob dieser einzige Ramus dorsalis durch Verschmelzung mehrerer entstand, ist nicht zu ermitteln, solches darf daher auch nicht aufgestellt werden. Aber wenn er auch nur einem einzigen primitiven Ramus dorsalis entspricht, so erwüchst

*) Weiter unten (S. 278) werde ich diese Frage in Verbindung mit einer anderen besprechen, soweit die Thatsachen eine Unterlage für sie abgeben.

Digitized by Google

daraus doch kein Grund gegen die behauptete Polymerie des Vagus, denn jener einzige Dorsalast kann aus dem Mangel von Weichtheilen erklärt werden, der an dem unmittelbar vom Integument bekleideten Schädeldache Platz gegriffen hat, und steht so mit dem geringeren Verbreitungsgebiete in vollständigem Einklang. —

Was endlich die Verschiedenheit des Schädeldurchtrittes oberer und unterer Vaguswurzeln angeht, so kann von da wohl das bedeutendste Bedenken gegen meine Deutung erhoben werden, denn wenn sich an den viel schwächeren unteren Wurzeln ein discreter Schädeldurchtritt erhalten hat, so ist höchst befremdend, dass an den oberen stärkeren Wurzeln nicht auch das Gleiche stattfindet. In der That liegt die Sache anders, und zu dieser Einsicht gelangt man durch folgende Erwägungen:

Das Endgebiet der Rami branchiales liegt an den Kiemenbogen, welche hinter der medullaren Austrittsstelle der Vaguswurzeln gelagert sind. Nimmt man die oben S. 252 begründete primitive Verbindung der Visceralbogen mit dem Cranium an, so werden die Vaguswurzeln eine mehr oder minder transversale Richtung ihrer Bahn besessen haben. Diese transversale Bahn muss sich nothwendig in eine lateral nach hinten gerichtete, somit schräge umwandeln, wenn die Kiemenbogen aus ihrer cranialen Verbindung treten und hinter den Schädel zu liegen kommen. Es ist dann begreiflich, dass anfänglich discret austretende Nerven die einzelnen, die Durchtrittstellen trennenden Theile der Schädelwand in dem Maasse mindern müssen, als sie in ihrem schrägen Verlaufe nach hinten allmählich in immer spitzeren Winkeln sich gegen einander richten. Verbindet sich hiemit noch eine Volumsvergrösserung der Wurzeln, die mit der bedeutenden Ausbildung der Kiemen in Zusammenhang gebracht werden muss, so ist ein Zusammenfliessen der anfänglich getrennten cranialen Durchtrittsstellen nothwendige Folge.

In nebenstehendem Schema habe ich diese Erklärung der Entstehung des Vaguscanals aus dem Zusammenfliessen einer Summe discreter Canäle darzustellen versucht. Fig. *A* repräsentirt das vorauszusetzende primitive Verhalten der oberen Wurzeln, die ich der Vereinfachung halber in geringerer Zahl 5 gab. In *B* ist die Richtung des Wurzelverlaufes aus der transversalen in eine schräge umgewandelt und davon das Aneinanderrücken der einzelnen Canäle abgeleitet. *C* bietet endlich ein noch späteres Stadium dar und zeigt die mit Volumszunahme der Wurzeln entstandene Verschmelzung der Canallumina. Ausser dem Einflusse der Lageveränderung der terminalen Organe (Kiemenbogen) der bezüglichen Nerven kommt hiebei noch die Verdickung der Schädelwand in Betracht, die für die bezügliche Stelle vorwiegend durch die unmittelbar davor befindliche Labyrinth-Einbettung bedingt gelten muss. Indem die Nerven dicht

Digitized by Google

hinter der Labyrinth-Region eine grössere Strecke des Cranialknorpels durchsetzen, kommt der zur Verschmelzung führende hohe Grad der Convergenz der

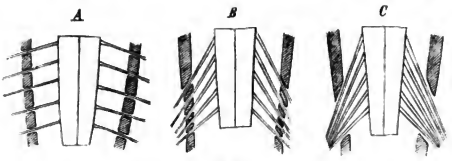


Fig. 3.

Stränge, der bei dünner Cranialwand ausserhalb des Schädels liegen würde, in der Schädelwand selbst zu Stande. Ein anderer mitwirkender Factor besteht im Allgemeinen in der voluminösen Entfaltung der Labyrinth-Region des Craniums, besonders in der Ausdehnung des Labyrinthes nach hinten. Braucht diese Erscheinung auch nicht als erste Anregung einer Verlaufsänderung der Vaguswurzeln zu gelten, da oben schon eine ebenso wichtige Quelle dafür erkannt wurde, so ist sie doch nicht ganz ausser Rechnung zu lassen und spielt jedenfalls bei der späteren Lageveränderung des Vaguscanals eine Rolle. Für den vorderen an Zahl und Volum überwiegenden Theil der oberen Wurzeln des Vagus ist somit die aus discreten Austritten hervorgebildete Gemeinsamkeit des Austrittes verständlich, da er aus einer Lageveränderung der Kiemenbogen und anderen Umwandlungen erklärt werden kann. Von dieser Erklärung bleibt der aus feineren Fäden zusammengesetzte hintere Abschnitt der oberen Wurzelreihe unberührt, denn durch das Angeführte ist nur der Verlauf der Wurzeln von vorn nach hinten als nothwendig anzunehmen, nicht aber jener von hinten nach vorn zu (S. 265). Für letzteres Verhältniss vermag ich keine sichere Deutung zu geben, und Vermuthungen darüber haben kein Recht hier besprochen zu werden, zumal die einzige weniger den Verlauf als das Bestehen dieser Fädchen betreffende Frage weiter unten in Betracht kommen muss. Da die vorderen starken Wurzelstränge, deren Verlauf erklärt ward, die bei weitem mächtigeren Theile des Vagus bilden, wird man die hinteren kleineren als den starken vorderen folgende, ihnen sich nicht nur anschliessende, sondern auch in ihrem Durchtritt durch das Cranium von jenen beherrschte Gebilde anzusehen sich vorläufig bescheiden müssen.

Es bleibt noch die Vergleichung des Verhaltens der unteren Wurzeln und die Aufklärung ihres discret bleibenden cranialen Austrittes im Gegensatze zu den oberen. In dieser Beziehung muss auf die bestehende Convergenz der

Digitized by Google

Austrittscanäle aufmerksam gemacht werden, worin dieselbe Erscheinung zu erkennen ist, die wir oben für ein Entwickelungsstadium des einzigen Austrittscanals der oberen Wurzeln aufstellen mussten. Der gegebene Zustand entspricht dem in Fig. *B* abgebildeten Schema. Wie wir nun das Zusammenfliessen der einzelnen für die oberen Wurzeln hypothetischen Austrittscanäle zum Theile aus einer nach und nach mit der Differenzirung der Kiementaschen nothwendig erfolgten Volumszunahme der einzelnen Nerven ableiteten, so erklärt sich das Getrenntbleiben der Austrittscanäle der unteren Wurzeln aus demselben Gesichtspunkte, nämlich durch die bedeutend geringere Stärke der bezüglichen Nerven. Es bedarf nur einer Würdigung der schon bestehenden Convergenz im Verlaufe der Austrittscanäle dieser Nerven, um zur Einsicht zu gelangen, dass eine Zunahme der Nerven bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen des Craniums eine Näherung der Austrittscanäle und endlich eine von aussen nach innen vorschreitende Vereinigung derselben bedingen muss.

Beiderlei Zustände des Schädelaustrittes ergeben sich also aus Anpassungen an die Stärke der Nerven, in Verbindung mit der Lagerung der von den Nerven versorgten Organe. Für die unteren Wurzeln bleibt dem geringen Volumsverhältnisse entsprechend der discrete Schädelaustritt bestehen, der bei den oberen mit der Volumszunahme der Wurzeln in eine Vereinigung der Austrittsstellen überging.

In dem Vorstehenden habe ich die Gründe für die Annahme geliefert, dass der Vagus der Selachier aus einer Summe von einzelnen mit Spinalnerven vergleichbaren Nerven entstanden sein muss. Die Induction hiezu boten die getrennt bleibenden unteren Wurzeln, sowie die peripherische Vertheilung des Vagusstammes an eine Mehrzahl von Kiemenbogen, von denen jeder mit einem der vorhergehenden von je einem Nerven (Glossopharyngeus und Facialis) versorgten Bogen homodynam ist. Durch die Rami branchiales des Vagus wird die gegebene Auffassung nicht als eine bloss mögliche oder wahrscheinliche dargelegt, die etwa mit der älteren, den Vagus als homodynam mit Einem Spinalnerven beurtheilenden gleichberechtigt ist, vielmehr muss es als gesetzmässige Erscheinung gelten, dass jedem Metamer auch immer nur je ein Spinalnerv zugetheilt ist *). Die Folgerung aus dem peripherischen Verhalten auf die Zusam-

*) Dieses Verhältniss wird durch die Vertheilung eines Nerven an je zwei Kiemenbogen, indem ein schwächerer Ast an den nächst vorderen, ein stärkerer an den nächst hinteren Bogen tritt, nicht alterirt, denn die Kiemenbogen entsprechen wie die Rippen je den Gränzen zweier in den Urwirbeln repräsentirten Metameren. Besteht nun wie an dem kiementragenden Theile des Körpers eine laterale Durchbrechung der Körperwand (durch die Kiemenspalten), so muss der

Digitized by Google

mensetzung des Nervenstammes bedingt die Auffassung der mehrfachen unteren Wurzeln als den primären Zustand und macht die Annahme unhaltbar, dass der discrete Austritt dieser Wurzeln durch das Cranium ein secundärer Zustand sei, der etwa aus dem einfacheren, weil nur durch Eine Wurzel repräsentirten Befund bei den von den Notidaniden entfernteren Abtheilungen der Selachier hervorging.

Die Erkenntniss des Vagus als eines Complexes ursprünglich discreter, mit den unteren Wurzeln sich bei einem Theile der Selachier auch discret erhaltender Nerven muss nun für die Auffassung des ganzen, von dem Foramen occipitale an bis zur Durchtrittsstelle des aus den oberen Wurzeln gebildeten Nervenstammes sich erstreckenden Schädelabschnittes massgebend sein. Dieser Abschnitt muss aus ebenso viel Segmenten zusammengesetzt sein, als ursprünglich einzelne Nerven bestanden. Wie an dem durch Wirbelconcrescenz entstandenen Abschnitte des Rückgrates z. B. der Rochen nur durch das Verhalten der Nerven oder ihrer Austrittsstellen die primitiven Beziehungen zur Wirbelsäule angedeutet sind, so ist auch am Cranium das Verhalten der Nerven bedeutungsvoll, und wenn im Verhalten des Vagus eine Zusammensetzung aus einem Multiplum einfacher Nerven nachgewiesen ward, so ist auch der bezügliche Schädeltheil nicht anders zu deuten als jener Abschnitt des Rückgrates, an dem ausser den Nerven nichts auf Wirbel Beziehbares, discrete Wirbel Bestimmendes vorhanden ist.

Gelangen wir so bezüglich der Auffassung des fraglichen Schädelabschnittes im Allgemeinen ins Klare, so besteht doch bezüglich der *Wirbelzahl manche Schwierigkeit. Das Minimum der Summe kann aus dem Maximum der discret bleibenden unteren Wurzeln oder den Durchtrittsstellen derselben bestimmt werden, letztere sind 4—5 bei Hexanchus; ferner kann es bestimmt werden aus dem Maximum der erhaltenen vom Vagus versorgten Kiemenbogen, das sind sechs bei Heptanchus. Für die Notidaniden dürfte so jener Schädeltheil aus mindestens sechs Wirbelsegmenten zusammengesetzt entstanden sein.

Viel weniger, vielleicht auch gar nicht bestimmbar ist das Maximum der fraglichen Wirbelzahl. Denn es ist nicht sicher, ob die Bogenzahl des Visceralskeletes nicht eine ursprünglich viel bedeutendere war, etwa in der Art, wie wir sie unter anderen Verhältnissen bei Amphioxus kennen. Dass bei den lebenden Selachiern Reductionen einer grösseren Bogenzahl vorliegen, lehrt ausser der Vergleichung der pentabranchialen Selachier mit den Notidaniden vorzüglich die Embryologie von Raja, wo durch die Erscheinung der Reduction im Laufe der

*Nerv des Metamers sich in Gemässheit der Ausdehnung der Spalte in zwei Aeste theilen, davon der vordere an die vordere, der hintere an die hintere Wand der bezüglichen Spalte tritt.

Digitized by Google

Ontogenie eine hexabranchiale Stammform vorauszusetzen ist. Ueber die Fünfzahl hinausgehende Formen des Kiemenapparates ragen also noch weit in die Gruppen der heutigen der Mehrzahl nach pentabranchialen Selachier herein und gewähren das Bild des Abschlusses einer Reduction der Kiemenzahl, für welchen Vorgang der Anfang für jetzt sich nicht ermitteln lässt. Andeutungen einer grösseren Zahl liegen nur noch in der grossen Zahl der oberen Vaguswurzeln. In diesen scheint sich ein Theil von solchen Nerven forterhalten zu haben, deren Visceralbogen verschwunden sind, ein Verhältniss, welches keineswegs einen Widerspruch in den Beziehungen des Vagus involvirt, da ausser den zu den Kiemenbogen verlaufenden Aesten auch Rami intestinales (ebenso der Ramus lateralis) in Betracht kommen. Bei Rückbildung von Kiemenbogen kann der zu jenen Rami gehende Theil der betreffenden Nerven in Gestalt der hinteren

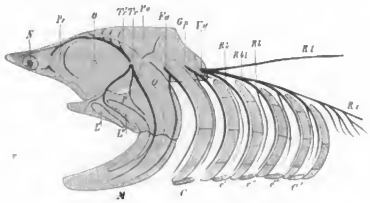


Fig. 6.

Wurzeln der oberen Reihe fortexistiren, und es besteht so wenigstens die Möglichkeit, für die Incongruenz der Zahlenverhältnisse der Wurzeln einen Erklärungsgrund aufzufinden (S. 273).

Bleibt nun auch eine präcise Feststellung der Anzahl der ursprünglich discret bestehenden, später zum Vagus vereinigten Nerven unausführbar, so ist doch bei dem Nachweis eines Minimums derselben die Minimalzahl für die durch die Nerven bestimmten Wirbelsegmente gesichert, und darauf verlege ich den Schwerpunkt meiner Deductionen.

Aus der nachweisbaren Rückbildung von Kiemen (Rochen), sowie aus der bei manchen Haien (Notidaniden) bestehenden Vermehrung derselben ist oben auf eine ursprünglich allgemein bedeutendere Kiemenzahl geschlossen worden, wobei die Möglichkeit, dass jene Zahl selbst über die in vereinzelten Fällen sich zeigende Maximalzahl hinausging, in Betracht gezogen ward. Die Zahlenverhältnisse der Kiemen bei Amphioxus geben jener Betrachtungsweise einige

Digitized by Google

Berechtigung und die Würdigung einiger am Vagus der Selachier vorkommenden Einrichtungen vermögen einer ferneren Begründung zu dienen.

Am Vagus sind es drei Punkte, welche für jene Auffassung eine Unterlage abgeben können. Der erste ist die so bedeutende Vermehrung der (oberen) Wurzeln, der zweite betrifft den Ramus intestinalis und der dritte den Ramus lateralis. Wenn jede der sogenannten Wurzeln der oberen Wurzel eines einzigen Spinalnerven homolog ist, würde jene Wurzelreihe einem sehr zahlreichen Complex oberer Spinalnervenwurzeln entsprechen und einer Summe ebenso vieler Spinalnerven homolog sein. Für die vorderen Wurzeln dieser oberen Reihe ist durch ihre Beziehung auf die Ganglia nervi vagi, sowie durch die bei Hexanchus erkennbare Fortsetzung der ersten Wurzel in den ersten einem Spinalnerven (oder dem Ramus ventralis eines solchen) homodynamen Ramus branchialis Grund zu jener Vergleichung gewonnen. Für die hinteren Wurzeln fehlt derselbe in diesem Maasse, und es kann nur aus dem allmählichen Uebergange in die vorderen Wurzeln die gleiche Bedeutung mit denselben gefolgert werden, wenn man die Möglichkeit ausschliesst, dass mehrere derselben zusammen der Wurzel je eines Spinalnerven entsprechen. Dieses Verfahren findet in dem bezüglichen Verhalten der Spinalnervenwurzeln der Selachier eine Stütze, denn dieselben treten nicht in mehrfachen, scharf getrennten Bündeln aus dem Rückenmarke, sondern verlassen dasselbe gerade so wie jede der einzelnen Wurzeln des Vagus. Es ist also auch in den hinteren oberen Wurzeln des Vagus ein Moment, welches sie nicht ohne Weiteres zusammen als Homologa der oberen Wurzel eines einzigen Spinalnerven vergleichen lässt, und darin kann eine Aufforderung zu weiteren Erwägungen gefunden werden.

Was zweitens den Ramus intestinalis betrifft, so ist derselbe die directe Fortsetzung eines starken die einzelnen Rami branchiales entsendenden Vagusastes. Die Erkenntniss der Zusammengehörigkeit der Rami branchiales zum Ramus intestinalis hat den gemeinsamen Stamm als Ramus branchio-intestinalis (vgl. Holzschnitt Fig. 4 *Rbi*) längst bezeichnen lassen. Nehmen wir nun an, dass die geringere Kiemenzahl aus einer grösseren durch Reduction hervorging, so wird man bei einer Vorstellung dieses Processes in concreto einen allmählichen Verschluss der Kiemenspalten sich denken müssen, derart, dass am Ende des Processes die bezügliche Stelle der Körperwand undurchbrochen erscheint. Bei einem solchen, natürlich von einer Rückbildung der bezüglichen Skelettheile begleiteten Vorgange wird die Auskleidung des betreffenden Abschnittes der Athemhöhle nicht von der Reduction betroffen werden können, auf keinen Fall in dem Maasse, dass sie dabei gänzlich verschwände. Demzufolge können auch die jenen Abschnitt versorgenden Nerven nicht der Rückbildung erliegen; sie müssen erhalten bleiben, wenn sie auch durch Schwinden der Kiemen etc. eines Theiles ihres Volums verlustig gehen. Je nach dem Umfange dieser Rückbildung wird ein verschieden grosser Theil der ursprünglichen Athemhöhle der respiratorischen Function entfremdet und dem Darmrohre zugetheilt werden. Letzteres wird in demselben Grade sich nach vorn zu ausdehnen, als die Athemhöhle von hinten her sich verkürzt. Dieser Vorgang führt somit Nerven auf die Darmwand, die ursprünglich der Athemhöhle angehörten, oder mit anderen Worten: Rami branchiales wandeln sich in Rami intestinales um. Dass mit diesen Veränderungen noch andere hier nicht näher auszuführende Vorgänge sich verbinden müssen, bedarf keiner besonderen Auseinandersetzung. Es genügt mir, gezeigt zu haben, auf welchem Wege die Vorstellung von einer ursprünglichen Gleichartigkeit sämmtlicher aus dem Ramus branchio-intestinalis des N. vagus entsendeter Aeste gewonnen werden kann. An der Hand dieser Vorstellung lässt sich verstehen, dass die bezüglichen Wurzeln des Vagus nicht vollständig sich rückbilden, indem für jene Nerven durch die Erhaltung des Endgebiets auch ein Forthestehen der Wurzeln gesichert ist.

Digitized by Google

Der Ramus lateralis vagi (Holzschnitt Fig. 4 *Rl*) kann aus dem Verhalten zum Vagusstamm bestimmt werden. Wenn nämlich der Ramus branchio-intestinalis eine Summe von Rami ventrales vorstellt, so ist der aufwärts vom Stamme abtretende Ramus lateralis ein dorsaler Ast. Bei der Unsicherheit seiner Beziehungen zu Metameren ist nicht festzustellen, ob er einen einfachen Ramus dorsalis vorstellt oder einem Multiplum von solchen entspricht. Letzteres wird nur durch die Ausdehnung des Verlaufes wahrscheinlich, wobei jedoch wieder das Uebergreifen des Nerven auf ein auch ursprünglich dem Kopftheile des Körpers fremdes Gebiet eine bedeutende Veränderung in Voraussetzung kommen lässt.

B. Die aufgestellte Polymerie des Vagus gewinnt eine noch bestimmtere Gestalt durch die Vergleichung des Vagus mit den beiden ihm vorhergehenden Nerven, dem Glossopharyngeus und Facialis. Der Glossopharyngeus verlässt die Medulla oblongata vor dem Vagus und etwas unterhalb derselben der Medianlinie genähert. Er tritt in einen die Schädelwand schräg nach aussen durchsetzenden, unterhalb des Labyrinthes verlaufenden Canal, der am hinteren und seitlichen Theile des Craniums ausmündet.

Auf dem Wege durch das Cranium und zwar vor dem letzten Dritttheile dieses Abschnittes entsendet der Nerv einen von Stannius bei Acanthias und Carcharias erkannten feinen Ramus dorsalis, der hinter dem hinteren Bogengange des Labyrinthes in einen besonderen Canal eingeschlossen das Cranium durchsetzt und sich in der Haut nahe den zum Gehörorgane führenden Löchern verbreitet.

Nach dem Austritte aus dem Cranium geht der Glossopharyngeus eine Theilung in mehrere Aeste ein. Er schickt einen Zweig abwärts zum Pharynx und zum Zungenbeinbogen einen Ast, der sogleich dicht an das Hyomandibularstück dieses Bogens tritt, um an der Hinterfläche der am Zungenbeinbogen aufgereihten Knorpelstrahlen zu verlaufen. Die Fortsetzung des Nervenstammes tritt zum ersten Kiemenbogen, längs dem er vor der Knorpelstrahlenreihe seinen Verlauf und seine Verzweigung findet. Durch dieses Verhalten stellt sich der Glossopharyngeus als hauptsächlichster Nerv des ersten Kiemenbogens dar und tritt in allen seinen Beziehungen als homodynam mit einem Spinalnerven auf. Daraus folgt, dass ebenso wie sein ventraler vorzüglich zum ersten Kiemenbogen tretender Ast ein Metamer versorgt, der ganze Stamm für ein einem Wirbel homodynames Schädelsegment als Signatur erscheint.

C. Um Bedeutendes complicirter sind die Verhältnisse des Facialis durch die Verbindung der Wurzeln dieses Nerven mit dem Acusticus. Was zuerst den peripherischen Verlauf betrifft, so gelangt der Facialisstamm bei den meisten Haien dicht vor dem Acusticus in einen kurzen die Schädelwand quer durchsetzenden Canal, und wendet sich, von seiner Austrittsstelle an die Schädelwand angelagert, nach hinten. Dicht an der Austrittsstelle geht von ihm der

Digitized by Google

Ramus palatinus ab von einer zweiten Anschwellung, deren auch Stannius gedenkt.

Der Nervus palatinus begibt sich fast senkrecht abwärts zum Gaumen, wo er sich wie bei anderen Fischen verbreitet. Auf dem Wege zur Gaumenschleimhaut kreuzt er bei Hexanchus den Stamm der schräg vor ihm zur Basis cranii verlaufenden Vena arteriosa der Spritzlochkieme. Nach Abgabe des Nervus palatinus verläuft bei den mit Spritzloch versehenen Selachiern ein feiner Zweig auf der Wand des Spritzlochcanals nach aussen, und ist mit Mühe bis zu der Stelle verfolgbar, wo innerhalb die Kiemenblättchenreihe angebracht ist. Relativ stärker finde ich diesen Zweig bei Haien mit weitem Spritzloche (Centrophorus, Scymnus). Er verläuft hier an der Basis der in Mehrzahl vorhandenen Spritzlochknorpel, welche oben aus Kiemenstrahlen entstanden erklärt wurden.

Der fernere Stamm des Facialis (Truncus hyoïdeo-mandibularis nach Stannius) tritt hinter dem Spritzloch, zwischen ihm und dem oberen Stücke des Zungenbeinbogens (Hyomandibulare) nach aussen und entsendet, zwischen Hyomandibulare und Oberkieferknorpel gelagert, den Ramus mandibularis externus, welcher quer über den hinteren, die Articulation mit dem Unterkiefer bildenden Theil des Oberkieferknorpels hinweg zur Haut des Unterkiefers tritt, wo sich einzelne Fäden mit dem Ramus maxillaris inferior trigemini in Verbindung setzen. Die Fortsetzung des Facialis vertheilt sich als Ramus hyoïdeus (Ramus mandibularis internus s. profundus) in der Zungenbeingegend, in einen Haut- und einen Muskelast gesondert, deren bereits Stannius bezüglich ihrer Endbezirke ausführliche Erwähnung that. Da diese Verbreitung für unsere Zwecke unwichtig ist, so kann ihre Beschreibung unterlassen werden. Der Haupttheil des Facialisstammes versorgt somit den Zungenbeinbogen und der Facialis kann als Nerv dieses Visceralbogens gelten. Im Verhalten zu diesem Bogen erscheint er ganz so wie der Glossopharyngeus zum ersten Kiemenbogen, welcher Nerv wieder das gleiche Verhalten wie ein Ramus branchialis des Vagus darbot, und wie jeder der letzteren einen Ramus pharyngeus entsendet, so schickt auch der Glossopharyngeus seinen Ramus pharyngeus ab, welchem der Ramus palatinus des Facialis homodynam ist. Wenn bezüglich des peripherischen Facialis kein Zweifel obwalten kann, dass er einem einzigen Spinalnerven homolog ist, so wird diese Auffassung durch zwei Verhältnisse beeinträchtigt. Erstlich fehlt dem Facialis stets ein dorsaler Ast, den wir für den Glossopharyngeus finden und auch am Vagus nachwiesen, für letzteren zugleich begründend, warum nicht im Einklang mit der Polymerie dieses Nerven, eine Mehrzahl dorsaler Aeste vorkomme. Man kann nun das für die Reduction zahlreicher dorsaler

Digitized by Google

Vagusäste Angeführte auch für eine gänzliche Rückbildung eines ursprünglich bestehenden Ramus dorsalis des Facialis in Anwendung bringen, ebenso wie man es zur Erklärung des Fehlens des Einen Ramus dorsalis des Vagus bei manchen Selachiern gelten lassen kann, aber die Sachlage ist doch anders, als dass man sich mit jener Erklärungsweise befriedigen könnte. Für den Vagus ist ein Ramus dorsalis nachgewiesen, seine Einfachheit entspricht der Conerescenz, welche den Stamm des Nerven betroffen hat, und sein Mangel in einzelnen Fällen ist von untergeordneter Bedeutung, eben weil er nicht allgemein ist. Allgemein jedoch ist der Mangel eines Dorsalastes am Facialis, daher wird die angeregte Schwierigkeit von Bedeutung sein.

Ein zweites Bedenken gegen die Vergleichung des Facialis mit einem Spinalnerven entsteht durch sein Verhältniss zum Acusticus. Die Beziehungen der Wurzeln beider Nerven hat Stannius für mehrere Haie dargestellt, ich habe sie für Hexanchus beschrieben. Es fragt sich nun, gehört der Acusticus zum Facialis, oder ist er ein besonderer Nerv, der vielleicht gleichfalls einem Spinalnerven homodynam ist.

Man hat den Facialis als der motorischen Portion eines Nerven entsprechend angesehen, von welchem der Acusticus die sensible Wurzel repräsentiren solle, indem man von den Säugethieren, speciell vom Menschen ausging, dessen Facialis ein Bewegungsnerv ist. Diese Betrachtungsweise kann für uns desshalb keine Geltung haben, da der Facialis der Selachier keineswegs jene exclusive functionelle Bedeutung besitzt.

Es fragt sich also nicht, ob der Acusticus die sensible Wurzel des Facialis vorstelle, sondern vielmehr ob er entweder einen Theil derselben repräsentire, oder ob er gar keine ursprüngliche Beziehung zum Facialis besitze. Im letzteren Falle könnte er als selbständiger Sinnesnerv gelten, ebenso etwa wie der Opticus. Denn die Meinung, der Acusticus sei ein einem Spinalnerven homodynamer Nerv, wird durch die Thatsache widerlegt, dass kein Visceralbogen von ihm versorgt wird. Die Verbindung mit dem einem Spinalnerven entsprechenden Facialis wäre dann eine secundäre. Ein für diese Auffassung sprechendes nennenswerthes Argument könnte etwa in der ersten Anlage des Acusticus gefunden werden, wenn derselbe als ein blasenförmiges Gebilde erschiene. Da der Acusticus selbst in seiner ersten Gestalt schon den Anschluss an den Facialis darbietet, kann aus jenem Verhalten nicht auf eine ursprüngliche Trennung vom Facialis geschlossen werden. Die Frage nach dem Verhältniss zum Facialis wird also durch die ersten Zustände des Nerven im Verlaufe der embryonalen Entwickelung nicht in jener anderen Weise beantwortet, und damit fällt der von da etwa ableitbare Einwand.

Digitized by Google

Wir können somit die Verbindung beider Nerven am Austritte aus der Medulla, ihren Verlauf, und dann ihren gemeinsamen Eintritt in die Schädelwand für die Auffassung der Zusammengehörigkeit in Anschlag bringen, und die Homodynamie beider zusammen mit einem Spinalnerven zu begründen suchen. Der Facialis kann dann als der Hauptttheil des Nerven gelten, von dessen sensibler Wurzel ein Theil zum Acusticus ward. Wenn man den niedersten Zustand des Gehörorganes der Wirbelthiere als eine an der Oberfläche des Kopfes gelagerte Grube betrachtet, zu deren Epithel die Endigungen der Hörnerven treten, so ist zur Versorgung eines derartigen einfachen Organs eine um Vieles geringere Quantität von Nervenfasern nöthig, als für den späteren Zustand, der aus dem durch Umbildung der Grube entstandenen Labyrinthbläschen sich differenzirt. Daher wird ein als primitiver Acusticus fungirender Zweig des Facialis zur Versorgung jenes Organs ausgereicht haben, und man wird sich vorstellen können, dass der Facialis in jenem niederen Zustande des Gehörorgans noch als unzweifelhafter Hauptstamm erschien. Da ein Sinnesorgan in seiner specifischen Leistung gleichfalls nur allmählich entstanden und nicht durch einen plötzlichen Act, sei es einer ausserhalb, sei es einer innerhalb des Organismus wirksamen »Kraft« hervorgerufen, vernünftigerweise gedacht werden kann, so ist es nothwendig, der Existenz des specifischen Organes einen indifferenteren Empfindungsapparat vorausgehend zu setzen. Das Organ würde demgemäss aus einem Theile der allgemein von sensiblen Nerven versorgten Körperoberfläche durch allmähliche Differenzirung entstanden sein. Ein sensibler Nervenzweig geht mit jenem Processe in einen sensorischen über, und an der von ihm versorgten Hautstelle sondert sich das specifische Organ. Die Kenntniss der Sinnesorgane niederer Thiere erleichtert diese Vorstellung in hohem Grade, da sie uns an vielfache ähnliche Verhältnisse der anatomischen Indifferenz sensibler Apparate erinnert, und bei den durch Hensen's meisterhafte Untersuchungen aufgeklärten Hörorganen der Krebse sogar einen Fall der Verbindung des differenzirten Hörorgans mit dem Integumente zeigt. Dass der fragliche Nervenzweig einem dorsalen Aste angehört oder einen solchen vorgestellt haben muss, geht aus der ersten Anlage des Gehörorgans hervor. Im beigegebenen Holzschnitte (Fig. 5) ist dieser Anschauung bildlicher Ausdruck gegeben. *L* bezeichnet die Labyrinthanlage als eine Einsenkung, die

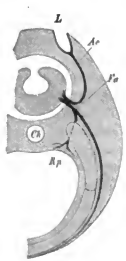


Fig. 5.

Digitized by Google

noch wenig weit in den Schädel einragt und dadurch für den Acusticus eine längere Bahnstrecke bedingt.

Durch diese Betrachtung der ersten Sonderung des Organs und die nothwendige Annahme der allmählichen Entstehung aus einem niederen und damit indifferenteren Zustande erklärt sich der Zusammenhang eines höheren Sinnesnerven mit einem anderen Nerven, der im Uebrigen mit Spinalnerven Uebereinstimmungen zeigt.

Die Zutheilung des Acusticus zum Facialis lässt noch ein Bedenken übrig, welches bei allzu hoher Werthschätzung der bei höheren Wirbelthieren bestehenden Einrichtungen sich erhebt. Geht man nämlich davon aus, dass keine sensible Spinalnervenwurzel direct zu ihrer terminalen Verzweigung gelangt, indem sie zuvor ein Ganglion bildet, so muss das Verhalten des Acusticus durch den Mangel jener Ganglienbildung befremdend erscheinen. Bei dieser Folgerung ist die Praemisse unrichtig, denn die Spinalganglien sind wie alle peripherischen Ganglien nicht primärer Natur. Sie erscheinen als Einlagerungen von Ganglienzellen in den Bahnen sensibler Nervenfasern und können vom vereinzelten, zerstreuten Vorkommen bis zu dichter Häufung sich finden, im ersteren Falle das Volum des Nerven kaum ändernd, im anderen Falle dagegen die bekannten Anschwellungen hervorrufend. Letztere sind also erst das Product einer Häufung von Ganglienzellen auf einer kurzen Strecke der Nervenbahn, welche bei einer Vertheilung derselben Zellensumme auf eine grössere Strecke kein »Ganglion« zeigen wird *). Das Fehlen der blossen Anschwellung ist somit ohne Bedeutung, wenn nur Ganglienzellen in der Nervenbahn bestehen, und diese sind nicht schwer nachweisbar.

Ebenso secundär wie die Bildung der Spinalganglien ist die Durchflechtung der sensiblen und motorischen Stränge. Sie resultirt aus der Vertheilung der Muskeln und der sensiblen Apparate. Wo Nervenstämme beiderlei Organe versorgen, werden sie beiderlei Fasern führen, die sie auf dem Wege der Durchflechtung erhalten. Ein nur zu einem sensiblen Apparate verlaufender Nervenzweig wird selbstverständlich keine motorischen Elemente führen können, und damit kommt die Zutheilung dieser Fasern in Wegfall, woraus sich für

*) Bei den Cyclostomen hat J. Müller Spinalganglien nicht deutlich wahrnehmen können, und bei den Teleostiern hat man sie lange vermisst, bis ihr Bestehen aus dem Nachweis der Ganglienzellen bekannt wurde. Bei Selachiern sind dieselben Ganglien äusserlich gleichfalls kaum unterscheidbar, und oft fehlt jede Anschwellung. Für die Ganglien der Kopfnerven gilt dasselbe. Manche Selachier, wie die Notidaniden, lassen sie kaum erkennen, indess sie bei den Nictitantes z. B. an manchen Nerven (Glossopharyngeus) sehr beträchtlich sind.

Digitized by Google

einen solchen Zweig das Fehlen der Durchflechtung von beiderlei Fasern erklärt. Beim Acustico-Facialis ist also begreiflich, dass der acustische Zweig weder aus einem Ganglion kommt, noch dass er sich mit dem übrigen Nerven durchflicht.

Die Ableitung des Acusticus aus einem Zweige des Facialis kann noch genauer präcisirt werden. Wenn wir wissen, an welcher Stelle das primitive Gehörorgan sich aus dem Integumente differenzirt, so darf dieselbe als ursprünglicher Verbreitungsbezirk des bezüglichen Nervenzweiges gedeutet werden, und daraus ist der letztere selbst bestimmbar. Die Einsenkung der zum Labyrinthbläschen sich gestaltenden Zellenschicht erfolgt an der dorsalen Fläche der Kopfanlage, und diese Stelle bleibt auch noch bei höheren Wirbelthieren (z. B. beim Hühnchen). Bei den Selachiern, deren Labyrinth eine offene Communication mit der Schädeloberfläche behält, ist die Stelle der ersten Anlage durch die Ausmündung jener Canäle gekennzeichnet. In dem der Labyrinthbildung palaeontologisch vorausgehenden Zustande wird die spätere Grube durch eine flache Stelle vertreten gewesen sein, an welcher der bezügliche Ast des Facialis sich verzweigte. Bei der Lagerung dieser Stelle an der oberen Fläche des Kopfes muss der Verlauf des Nerven nothwendig dorsalwärts gerichtet sein.

Aus der Verbindung des Acusticus mit dem Facialis und aus der allmählichen Differenzirung des Labyrinthes von einer dorsalen Stelle des Integumentes her schliesse ich, dass der Acusticus aus einem Ramus dorsalis sich umbildete, womit zugleich das Fehlen eines Ramus dorsalis am Facialis erklärt wird. Damit stimmt das Verhalten des Labyrinthes zum Cranium überein. Denkt man sich den gegenwärtig in verhältnissmässig kurzer Zeit sich vollziehenden Vorgang der Labyrinthbildung in seinen einzelnen Stadien, so findet man, dass die sich einsenkende Grube einen Theil des Weges verfolgen muss, welchen vorher der Ramus dorsalis durchlief, um zur Oberfläche des Kopfes zu gelangen. Der Nerv verkürzt sich in gleichem Maasse, als die seine Endigungen tragende Grube sich tiefer senkt, bis sie endlich die dem Labyrinthe zukommende Lage hat und von der Wand des Craniums umschlossen wird. Der fragliche R. dorsalis hat also ursprünglich seinen Abgang vom Hauptstamme vor der Austrittsstelle desselben aus dem Cranium genommen, und steht darin mit anderen Dorsalästen von Kopfnerven, z. B. mit jenem des Vagus und des Glossopharyngeus, in vollständigem Einklang. Meine Hypothese von der Entstehung des Acusticus aus dem Ramus dorsalis des als Facialis fortbestehenden Hauptstammes dient somit auch zur Erklärung der Einbettung des Labyrinthes in die Schädelwand.

Mit der Deutung des Acusticus als Ramus dorsalis empfängt der Fa-

Digitized by Google

cialis den Werth eines Ramus ventralis, welchem er in allen seinen Verhältnissen entspricht (S. 280).

Der Facialis erhält sich nur bei einem Theile der Selachier selbständig und tritt bei einem anderen in engere Beziehungen zum Trigeminus (S. 46), woraus eine Aenderung der als primär zu bezeichnenden Einrichtungen hervorgeht. Bei der Beziehung des Acustico-Facialis auf eine Segmentirung des Craniums wird daher nur von dem ersterwähnten Zustande ausgegangen werden dürfen, der den Nerven ohne Verbindung mit dem Trigeminus zeigt, und dann erhalten wir durch ihn die Abgränzung für ein neues Schädelsegment, das einem Wirbel in demselben Grade homodynam zu erachten ist wie der Acustico-Facialis einem Spinalnerven.

D. Die Verhältnisse des Trigeminus sind im Ganzen complicirter, als die der hinteren Nerven waren, und schon in dem Austritte aus der Medulla oblongata finden sich mehrere die Vergleichung mit Spinalnerven erschwerende Punkte, die wohl in der an diesem Theile der Medulla aufgetretenen Modification ihren Grund finden. Eine Besprechung dieser Verhältnisse würde für das Ziel meiner Arbeit keine Förderung geben, ich verweise daher auf die schon citirte Abhandlung von Stannius, sowie auf meine Untersuchung der Kopfnerven von Hexanchus, und gedenke nur des Vorhandenseins oberer wie unterer Wurzeln. Wichtiger ist das peripherische Verhalten des Trigeminus. Von den traditionellen drei Aesten bietet der letzte einen constanten Anschluss an den Kieferbogen dar, er versorgt dessen Muskeln und endet mit Hautzweigen, sowie er auch Zweige zur Wand der Schlundhöhle sendet, die dem Ramus palatinus des Facialis für homolog gelten können.

Der Ramus secundus nimmt seinen Weg stets am Boden der Orbita, schickt daselbst in verschiedenem Maasse Aeste ab, die theils nach aussen zum Integumente, theils zur Wand der Mundhöhle gelangen und setzt sich stets unterhalb des Craniums und über dem Gaumenfortsatze des Palato-Quadratum zur Umgebung der Mundöffnung fort. Seine Endverzweigung trifft man an der Haut der Labialknorpel, bei Squatina deutlich zwischen Praemaxillar- und Maxillar-Knorpel. Er verhält sich zu dem Labialknorpelbogen wie der dritte Ast zum Kieferbogen, oder wie der Facialis zum Zungenbeinbogen. Im Kieferbogen liegt unzweifelhaft ein modificirter Kiemenbogen vor (S. 205), und auch die Labialknorpel haben hohen Anspruch, zum Visceralskelet gezählt zu werden (S. 230), der zweite und dritte Ast des Trigeminus nimmt somit an Gebilden Verbreitung, die dem Visceralskelete angehören, und stellt sich damit auf gleiche Stufe mit Facialis, Glossopharyngeus und den Rami branchiales des Vagus. Wie wir nun oben einen jeden Ramus branchialis des Vagus als homodynam mit einem Spi-

Digitized by Google

nalnerven, resp. mit dem Ramus ventralis eines solchen erklärten, und ebenso wieder den Glossopharyngeus und den Facialis, so werden wir unter Berufung auf die nämlichen Gründe auch jeden der beiden Trigeminusäste dem Ramus ventralis eines Spinalnerven für homodynam halten. Da der Trigeminus nun zwei Rami ventrales entsendet und damit zwei wahrscheinlich homologe Abschnitte (Metameren) versorgt, müssen im Trigeminus zwei Spinalnerven gleiche Nerven verbunden erachtet werden. Sollte der Labialbogen nicht den übrigen Visceralbogen homolog sein, so wäre auch der Trigeminus nur Einem Spinalnerven zu vergleichen.

Es handelt sich nun noch um den ersten Ast oder Ramus ophthalmicus. Dieser nimmt immer eine von den beiden letzten sehr verschiedene Richtung, indem er anstatt lateral verlaufend der orbitalen Schädelwand angelagert bleibt und schräg nach vorn und aufwärts tritt. Seine Beziehungen zur Schädelwand sind mannichfacher Art (vergl. S. 67) und lassen erkennen, dass er ursprünglich in der Schädelwand selbst verlief, wie er denn früher oder später Strecken des Schädelknorpels durchsetzt. Aus diesen Verlaufsverhältnissen schliesse ich auf seine Bedeutung als Ramus dorsalis, als welchen ihn bereits Stannius, allerdings ohne genauere Begründung und in anderer Auffassung des gesammten Trigeminus ansprach. Ich stütze meine Deutung noch auf folgende Punkte. Berücksichtigt man den Ursprung des Opticus vor dem Trigeminus, so wird bei Ausdehnung des ventralen Trigeminusgebietes nach vorn zu, vor den Opticus, jeder ventrale Ast des Trigeminus nur hinter oder unter dem Opticus liegen können. Da nun der Ramus ophthalmicus über dem Opticus lagert, so kann er unmöglich einen Ramus ventralis vorstellen, während einem Ramus dorsalis der ganze Verlauf, sowie die Verbreitung entspricht. Die Ablenkung der geraden Richtung in die schräg vorwärts und aufwärts gerichtete wird erklärt durch Ausdehnung des Schädels nach vorn zu, die sich auch im Verhalten des zweiten Trigeminusastes erkennen lässt.

Für diesen, der Erscheinung am hinteren Schädelabschnitte gerade entgegengesetzten Zustand, sind folgende umgestaltende Factoren in Betracht zu ziehen. Als bedeutendsten Factor betrachte ich die Differenzirung der einzelnen Bogen des Visceralskeletes, vor Allem jene des Kieferbogens. Die voluminöse Gestaltung der beiden, jede Bogenhälfte zusammensetzenden Stücke, dann die Bildung des Gaumenfortsatzes, der die beiderseitigen oberen Stücke (Palato-Quadratum) des Bogens medial einander nähert, wird nicht ohne Einfluss auf die Ausdehnung des Craniums nach vorn zu sein, wenn, wie das bei Selachiern der Fall ist, der Gaumenfortsatz an der Schädelbasis eine besondere Stütze hat. Die Entfaltung des Kieferbogens hat zugleich in die Labialknorpel sich

Digitized by Google

umbildende Bogen nach vorn gedrängt und damit die Richtung des Verlaufes der beiden ventralen Trigeminusäste etwas verändert. Aus alledem geht die Anpassung des Nervenverlaufs an die durch die Kiefertheile und ihre Muskulatur bedingte Aenderung ursprünglicher Verhältnisse hervor.

Als zweites wichtiges Moment für die Umgestaltung des vorderen Schädelabschnittes ist die Entwickelung der Nasenkapseln sowie der Augäpfel anzuführen, durch welche Ethmoïdal- und Orbitalabschnitt des Craniums ihre typischen Eigenthümlichkeiten empfingen. Durch ersteres wird dem vordersten Schädeltheil eine beträchtliche Breite, und durch Entwickelung des Bulbus oculi dehnt sich ein Abschnitt des Craniums zum Orbitaltheil aus, in dessen Buchtung der Bulbus sich einbettet. Die mediale Wand der Orbita liegt vor der Austrittsstelle des Trigeminus, welche so ziemlich dem hintersten Winkel der Orbita entspricht. Die mit dieser Wand in Beziehung tretenden Nerven (mit einziger Ausnahme des Opticus) verlaufen parallel zu ihr (Tractus olfactorius innen, R. ophthalmicus aussen), oder wenn ein Nerv die Wand durchsetzt (wie der Trochlearis), so ist doch eine Strecke des Verlaufs in spitzem Winkel zur Orbitalwand gerichtet und die Durchtrittsstelle durch die Schädelwand liegt weit vor der Austrittsstelle aus dem Gehirn. Wenn dieses incongruente Verhalten wie billig als ein erworbenes angesehen werden muss, so findet sich seine Ursache entweder in einem Zurückweichen des Gehirns, oder in einem Vorwärtstreten der seitlichen Schädeltheile sammt Bulbus. Ersteres mag in kleinem Maassstabe stattgefunden haben, wie aus der Thatsache erschliessbar ist, dass das embryonale Gehirn der Selachier stets die Schädelhöhle ausfüllt, während es später bei vielen einen geringeren Raum einnimmt. Vollkommen ausreichend ist jedoch die Annahme eines Zurückweichens des Gehirns desshalb nicht, weil der Trochlearis das Gehirn nur wenig vor dem Facialis verlässt, welcher in Aus- und Durchtrittsstelle gleiche Querrichtung darbietet, somit das für diese Stelle sich treffende Fortbestehen des ursprünglichen Verhaltens bezeugt. Er stellt in dieser Beziehung gewissermassen einen Indifferenzpunkt vor; die hinter dem Facialis liegenden Nerven sind schräg nach hinten, die vor ihm liegenden schräg nach vorn gerichtet. Man vergleiche darüber meine von den Kopfnerven von Hexanchus gegebene bildliche Darstellung. Da nun die zwischen Aus- und Durchtrittsstelle des Trochlearis entstandene Differenz aus einer veränderten Lagerung des Gehirns nicht ausreichend erklärt werden kann, so wird nöthig, die Veränderung am Cranium selbst zu suchen, wo man sie in einem nach vorn zu stattgefundenen Auswachsen finden kann, welches zugleich dem Ramus ophthalmicus seine Richtung bestimmt.

Während der Ramus ophthalmicus ein constanter Ramus dorsalis ist, erscheint ein anderer Ramus dorsalis in geringerer Verbreitung. Es ist der soge-

Digitized by Google

nannte Schädelhöhlenast des Trigeminus, der, bei Selachiern vermisst, bei Teleostiern vorkommt und wohl hieher wird bezogen werden dürfen.

Für die functionellen Verhältnisse des ersten und zweiten Astes des Trigeminus ist die ausschliessliche Verbreitung an sensible Endapparate insofern eigenthümlich, als in der Nachbarschaft beider Nerven Muskeln vorkommen, welche nicht vom Trigeminus, sondern von eigenen Nerven versorgt werden. Nachdem ich vorhin den Trigeminus als wahrscheinlich durch Concrescenz zweier von Spinalnerven ableitbaren Nerven entstanden darstellte, fragt es sich, wie für die im Trigeminusgebiete liegende Muskelgruppe des Augapfels selbständige Nerven auftreten konnten, die bei dem gänzlichen Mangel von Beziehungen zum Visceralskelet sich gleich von vornherein von allen bisher betrachteten Kopfnerven verschieden erweisen. Es findet sich nun eine Auffassung, welche jene Eigenthümlichkeit wenigstens theilweise aufzuklären im Stande ist. Erwägt man nämlich den selbständigen Austritt der unteren Wurzeln der Spinalnerven aus dem Rückgratcanale, wie dasselbe Verhalten auch noch für den Vagus beobachtet wurde, so wird man sich fragen, ob denn nicht auch die Augenmuskelnerven solchen discret austretenden unteren Wurzeln entsprechen könnten. Da wir es mit motorischen Nerven zu thun haben, entspringt aus ihrer Function kein Grund, sie nicht von unteren Wurzeln abzuleiten, die dann jenem Theile des Trigeminus zugehörten, der keine motorischen Elemente besitzt. Es ist also nur der Umstand, dass die Augenmuskelnerven nicht zusammen durch eine gemeinsame Schädelöffnung austreten, und dass sie ausserhalb des Craniums keine Verbindung mit dem zweiten Trigeminusaste eingehen, auffallend und unerklärt. Beides wird erklärbar und leicht verständlich durch die Beachtung der getrennt liegenden Endgebiete und der sofort nach dem Austritte aus der Schädelwand für die Augenmuskelnerven sich ergebenden Endverbreitung. Bedenkt man, dass die Orbitalwand erst mit der Entstehung des Auges eine bedeutende Ausdehnung gewonnen haben konnte, und dass eben dadurch anfänglich nahe beisammen liegende Theile aus einander rückten, so ist die Entfernung der Austrittsstelle des Oculomotorius oder des Abducens von der Austrittsstelle des Trigeminus kein Räthsel mehr, und auch der weit nach vorn gerückte Durchgang des Trochlearis wird aus der Lage seines Muskels erklärbar. Dass bei Cyclostomen, bei Lepidosiren und endlich sogar bei Amphibien einzelne Augenmuskeln vom Trigeminus Zweige erhalten, kann als ein Zustand gelten, bei dem die Verbindung der sonst discreten Nerven mit dem Trigeminus die Zugehörigkeit zu letzterem ausspricht.

Als eine bis jetzt unlösbare Frage bleibt die Entfernung der Ursprungsstätten dieser Nerven, namentlich das Verhältniss des Trochlearis zum Oculo-

Digitized by Google

motorius und Abducens bestehen. Selbst nur zur Besprechung dieser Frage bedürfte es einer tieferen Erkenntniss des Gehirns, namentlich seiner vorderen Abschnitte. Ich halte daher die von mir aufgestellten Beziehungen der genannten Nerven zu einander ebenso wie die Dimerie des Trigeminus einer ferneren Begründung bedürftig, und kann für meine Ansicht vorerst nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Die für die hintere Abtheilung der Hirnnerven aus der Vergleichung hervorgegangenen Deutungen gestalten sich demnach viel weniger bestimmt für die vorderen, das dort verhältnissmässig Klare und Einfache wird hier dunkel und complicirt, und es bleibt auch bei der genauesten Prüfung Manches problematisch.

Bei der Zusammenfassung der für den Trigeminus erörterten Momente ergibt sich also auch für diesen Nerven eine Beziehung zu einem den Spinalnerven ähnlichen Zustande. Er wird aus zwei zu einem Stamme verbundenen Nerven entstanden anzusehen sein, da er zwei zu Visceralbogen verlaufende Rami ventrales besitzt, doch darf auch die Annahme einer mächtigeren Entfaltung eines einzigen Spinalnerven nicht ausgeschlossen werden. Die Nerven der Augenmuskeln erscheinen als motorische discret austretende Wurzeln eines Theiles des Trigeminus; ihre im Verhältniss zum Trigeminus veränderte Lage erklärt sich aus den mit der Entfaltung der Orbita zusammenhängenden Modificationen des Craniums, wodurch auch ein Ramus dorsalis des Trigeminus (der Ramus ophthalmicus) einen geänderten Verlauf empfing.

Mit Bezug auf eine primitive Segmentirung des Craniums ist die Zusammensetzung des Trigeminus aus zwei Nerven von Bedeutung, da sie die Zahl der Metameren des Craniums vermehrt. Wenn wir deren mindestens fünf auf den Vagus, je eines auf Glossopharyngeus und Facialis, dann zwei auf den Trigeminus rechnen, so erhalten wir mindestens neun durch Nerven bestimmbare Abschnitte, welche bei dem Verhalten der betreffenden Nerven nach dem Typus der Spinalnerven auf Wirbel bezogen werden können. Die Deutlichkeit dieser Abschnitte ist bei der exclusiven Abhängigkeit von den sich sehr different verhaltenden Nerven in verschiedenem Maasse vorhanden, sie besteht vollständiger an den durch discret bleibende einzelne Nerven bezeichneten Abschnitten, während sie bei einer Concrescenz der Nerven verschwindet.

E. Die bisher abgehandelten Nerven waren sämmtlich mit Spinalnerven vergleichbar, indem sie bald als einzelne Nerven, bald als Complexe, bald als Theile von Nerven gedeutet werden konnten, die mit Spinalnerven in allem Wesentlichen übereinstimmten. Ausserhalb der Reihe dieser Nerven stellen sich zwei

Digitized by Google

andere, der Olfactorius und Opticus, von denen jeder solche Eigenthümlichkeiten besitzt, dass er eine besondere Beurtheilung erfordert.

Der innerhalb der Schädelhöhle liegende Theil des Olfactorius erscheint als ein vom Vorderhirn differenzirter Abschnitt, der seine Natur als Centralorgan unter keinen Umständen aufgibt, somit nicht als peripherischer Nerv angesehen werden kann. Von dem vordersten Ende dieses centralen Theiles entspringen stets zahlreiche Nerven, welche sich zum Riechorgane begeben und die eigentlichen peripherischen Nerven, die Riechnerven, vorstellen.

Je nach der grösseren oder geringeren Entfernung der Riechgrube vom Vorderhirn, gestaltet sich das Centralorgan der Riechnerven länger oder kürzer. Bei grösserer Entfernung sondert es sich in zwei Abschnitte, einen vorderen bei allen Selachiern stets dem von den Riechnerven durchbrochenen Grunde der Riechgrube angelagert bleibend, und eine gangliöse Beschaffenheit behaltend (Bulbus olfactorius), und einen hinteren, der die Verbindung mit dem Vorderhirn vermittelt (Tractus olfactorius). Der Befund des Tractus kann bei Hintansetzung der Erwägung seines constanten Verlaufes innerhalb der Schädelhöhle am meisten zu der Auffassung dieses Theiles als eines peripherischen Nerven verleiten, der ich oben entgegen getreten bin. Die Ontogenie führt zu den gleichen Resultaten, indem sie die Entstehung des Lobus olfactorius aus dem Vorderhirn kennen lehrt und die Bildung des Tractus aus einem secundären Vorgange nachweist. Dass nun die Riechnerven weder in den einzelnen Fädchen, noch in ihrem Complexe einen Anhaltepunkt zur Vergleichung mit Spinalnerven bieten, bedarf keiner Erörterung, und wird von mir nur desshalb betont, weil Versuche, diese Nerven auf Wirbel zu beziehen, noch nicht ganz aufgehört haben.

Aehnlich verhält es sich mit dem Opticus bezüglich seiner Entstehung durch Differenzirung aus der Anlage des centralen Nervensystems. Wenn dieser Nerv auch die Schädelhöhle verlässt, so verweist doch seine und theilweise seines Endapparates Entstehung auf engere Beziehungen zum Centralorgane. Diese bestimmter zu präcisiren, ist gegenwärtig unmöglich, einestheils weil das Wirbelthierauge uns bis jetzt nur in einem relativ hohen Entwickelungszustande bekannt ist, anderntheils weil die embryologischen Thatsachen bezüglich des Schorganes nicht derart gestaltet sind, dass daraus mit einiger Sicherheit auf jenen postulirten niederen Zustand geschlossen werden könnte. In der Ontogenie des Auges scheinen zahlreiche, palaeontologisch weit aus einander liegende Stadien zusammengezogen zu sein. Damit harmonirt sowohl das frühe Auftreten der ersten Anlage in der sogenannten primären Augenblase, als auch die Betheiligung so mannichfaltiger Processe an der Bildung des Bulbus oculi. Obgleich die erste

Digitized by Google

Anlage noch weit davon entfernt ist, ein Sehorgan vorzustellen, so kann doch aus ihrem Bestehen auf eine palaeontologisch sehr weit zurück liegende Entstehung dieses Organes geschlossen werden. Danach dürfte auch der Opticus zu beurtheilen sein.

Für das Geruchsorgan deuten zwar weniger die seine Anlage begleitenden, an sich ziemlich einfachen Vorgänge, als vielmehr wiederum die frühzeitige Entstehung auf dasselbe Verhältniss hin, dessen eben beim Auge gedacht wurde. Für beide Organe ergibt sich damit ein Grund, sie für solche Einrichtungen zu halten, welche aus einem niederen Zustande in den Wirbelthiertypus übergingen.

Wenn wir uns den niedersten Wirbelthierzustand nicht spontan entstanden denken können oder nicht nach der gewiss bequemeren Praxis die Frage nach der Genese bei Seite lassen wollen, so bleibt nur die Voraussetzung eines ungegliederten, d. h. der Theilung des Körpers in Metameren entbehrenden Zustandes übrig, aus welchem der Organismus durch Metamerenbildung in die Wirbelthierform überging. Einem solchen ungegliederten Organismus scheinen die beiden Sinnesorgane angehört zu haben. Sie haben ihren Platz am vordersten Kopftheile, der der Metamerenbildung nicht unterworfen ward, wie aus der Thatsache hervorgeht, dass die vordersten Bogen des Visceralskeletes zufolge der ihnen zugetheilten Nerven einem hinter jenen Sinnesorganen liegenden Abschnitte des Craniums angehören. Endlich ist auch der Zusammenhang dieser Nerven mit Gehirntheilen zu beachten, welche dem vorderen Abschnitte des Craniums zugehören. Demzufolge wird begreiflich, dass Olfactorius (resp. dessen Endäste) wie Opticus den mit der Metamerenbildung erworbenen Einrichtungen des übrigen peripherischen Nervensystems fremd sind, und ihnen gegenüber ein ganz selbständiges Verhalten darbieten, welches für jeden dieser einem specifischen Sinnesorgan zugehörigen Nerven ein besonderes ist.

Das Verhalten der Kopfnerven zum Kopfskelet, resp. zu den dasselbe zusammensetzenden, grösstentheils aus Metameren hervorgegangenen Abschnitten lässt sich mit Zugrundelegung des Verhaltens von Hexanchus in folgender Weise übersichtlich darstellen.

Digitized by Google

Metamerie des Skeletes und der Nerven des Kopfes.

				Nerven		
Praevertebraler Abschnitt				Olfactorius Opticus		
Vertebraler Abschnitt						
	Wirbel	Untere Bogen (Visceralskelet) primäre	Untere Bogen (Visceralskelet) secundäre	**Ramus ventralis**	**Ramus dorsalis**	
Cranium Körper und obere Bogen	I	1. Bogen	Erster oberer Labialknorpel	Ramus maxillaris superior	Ramus ophthalmicus	Trigemini.
	II	2. Bogen	Labialknorpelbogen	Ramus maxillaris inferior	Ramus dorsalis	
	III	3. Bogen	Kieferbogen	Facialis	Acusticus	
	IV	4. Bogen	Zungenbeinbogen	Ramus branchialis	Ramus dorsalis glossopharyngei	
	V	5. Bogen	Erster Kiemenbogen	Ramus branchialis primus	Ramus dorsalis	Vagi.
	VI	6. Bogen	Zweiter Kiemenbogen	Ramus branchialis secundus		
	VII	7. Bogen	Dritter Kiemenbogen	Ramus branchialis tertius		
	VIII	8. Bogen	Vierter Kiemenbogen	Ramus branchialis quartus		
	VIII	9. Bogen	Fünfter Kiemenbogen	Ramus branchialis quintus		
	IX	9. Bogen	Sechster Kiemenbogen			
	.	.	.	Rami intestinales	Ramus lateralis(?)	
	.	.	.			

Digitized by Google

Dritter Abschnitt.

Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Am Kopfskelet der Selachier sind zwei gesonderte Theile unterschieden worden: das continuirliche Cranium und eine Anzahl von ventralen Bogengebilden, die Visceralbogen. Wie vorzüglich aus dem Verhalten der Nerven nachzuweisen war, müssen die Visceralbogen als zum Cranium gehörig betrachtet werden, für welches die Nerven eine den Visceralbogen adaequate Segmentirung zu erkennen geben. Diese ist von einer am Cranium verschwundenen Metamerenbildung ableitbar, welche an den Visceralbogen fortbesteht, wenn auch durch differente Umbildungen der einzelnen Bogen vielfach unkenntlich gemacht.

Die aus dem Verhalten zu den Nerven ableitbare Segmentirung des Craniums trifft nur einen Theil desselben, jenen, der basal von der Sattellehne bis zum Anschlusse an die Wirbelsäule oder bis zum Foramen occipitale reicht. Dieser Abschnitt setzt sich unmittelbar von der Wirbelsäule her fort, in niederen Zuständen sogar ohne deutlich bestimmbare Gränze; er wird wie die Wirbelsäule von der Chorda dorsalis durchsetzt, welche hier wie in der Wirbelsäule in einzelnen Fällen fortbesteht, und endlich geht die perichordale skeletogene Schicht, welche die Anlage dieses Cranium-Abschnittes hervorgehen lässt, dieselben Differenzirungen ein, wie an der Wirbelsäule, indem sie eine besondere die Chorda umgebende Gewebsschicht bildet: die skeletogene Chordascheide.

Derselbe Abschnitt des Craniums lässt sämmtliche mit Spinalnerven homodyname und desshalb die Metameren kennzeichnende Kopfnerven austreten und ihm entspricht das Gerüste der Visceralbogen, an welches die ventralen Aeste jener Nerven sich verbreiten.

So ist an einem nicht unbeträchtlichen Theile des Craniums eine Reihe von sehr wichtigen Uebereinstimmungen mit der Wirbelsäule zu sehen, daher wird dieser Abschnitt des Craniums aus einem mit der Wirbelsäule ursprünglich gleichwerthigen Stücke des Axenskeletes hervorgegangen betrachtet werden müssen, zumal die Verschiedenheit von der Wirbelsäule aus secundären Anpassungen an neue Differenzirungen entstanden nachzuweisen war. Nach Entfernung jener Aenderungen bedingenden Momente hebt sich die Verschiedenheit des Craniums von der Wirbelsäule. Wie die Sonderung des Craniums als Ganzes nicht einmal bei allen Selachiern vollständig ausgeführt ist, da noch bei den Notidaniden die Occipital-Region sich continuirlich der Wirbelsäule verbindet, so erscheint

Digitized by Google

sie im Verhältniss zur Wirbelsäule als ein secundärer Zustand, gegen den ein mit der Wirbelsäule gleichartiger der ursprüngliche ist.

Durch die Beziehungen des durch die Nerven segmentirten hinteren Abschnittes des Craniums zur Wirbelsäule entsteht für den vorderen, die Ethmoïdal- und einen Theil der Orbital-Region umfassenden Abschnitt ein Gegensatz zum hinteren, von dem er durch den Mangel der Chorda dorsalis sich ebenso sehr unterscheidet, wie durch die hier austretenden Nerven, Opticus und Olfactorius, welche keinerlei Vergleichungen mit Spinalnerven zulassen. Für diesen vorderen, innen mit der Sattelgrube beginnenden Abschnitt ist also die Genese aus einer Concrescenz von Wirbeln nicht nur nicht nachweisbar, sondern es ist auch eine solche Entstehung dieses Abschnittes nicht einmal entfernt zu vermuthen. Ich unterscheide also am Cranium den hinteren als vertebralen und den vorderen als praevertebralen oder facialen Theil.

Der vertebrale Theil des Craniums muss als der zuerst entstandene gelten, da die hier sich treffenden Verhältnisse constanter sind als jene des praevertebralen Theiles. Auch die Erwägung der an letzterem bei den Cyclostomen bestehenden ganz bedeutenden Verschiedenheiten theilt dem vertebralen Abschnitt eine tiefere Bedeutung zu und lässt ihn als den älteren erscheinen. Wenn wir hienach den praevertebralen Abschnitt beurtheilen, so kann er nur als eine aus dem vordersten Ende des vertebralen Theiles entstandene Bildung gedacht werden, die erst nach eingetretener Concrescenz des letzten, durch Auswachsen des nunmehr continuirlichen Knorpels in Anpassung an die Riechgruben hervorging, wie er in der That auch ontogenetisch erst nach der Entstehung des vertebralen sich differenzirt. Sucht man nach den Momenten, welche für die Entstehung der Concrescenz einer Summe von wirbelartigen Segmenten gewirkt haben konnten, so kann vor Allem ein Zusammenhang mit der Ablösung der Visceralbogen nicht wohl verkannt werden, daher diese »horizontale Differenzirung« des gesammten Kopfskeletes näher zu erwägen ist. Geht man von der durch die Untersuchung über die Spritzlochknorpel festgestellten Thatsache aus, dass auch der Kieferbogen ursprünglich ein Kiemenbogen gewesen sein musste, dass also sämmtliche Visceralbogen (mit Ausnahme der Labialbogen, für welche jene Deutung nicht bestimmt gegeben werden konnte) in gleichartigen Verhältnissen sich fanden; nimmt man ferner an, dass diese Bogen ursprünglich mit dem Cranium in derselben continuirlichen Verbindung standen, in welcher ein Theil der unteren Bogen der Wirbelsäule stets bleibt, so wird die Abgliederung und schliessliche Ablösung jener primitiven Kiemenbogen von dem ihnen zugehörigen Theile des Axenskeletes als eine Folge der Steigerung ihrer physiologischen Leistung angesehen werden können, welche durch die für Ein- und Aus-

Digitized by Google

leitung des Wassers nöthigen Bewegungen des gesammten Kiemengerüstes sich aussprechen musste. Von der Ausbildung des respiratorischen Gefässnetzes und damit auch der Kiementaschen sind dann die ferneren Differenzirungen ableitbar, welche die Visceralbogen im Vergleiche mit den anderen unteren Bogenbildungen des Axenskeletes darbieten. Die Ablösung ist so auf mechanische Weise zu erklären, indem sie durch die Actionen der Bogen als nothwendig erscheint.

Es steht dabei in Frage, inwiefern diese Ausbildung der Kiemen (durch Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche etc.) auf Kosten anderer entstand, die sich in gleichem Maasse rückbildeten und verschwanden, so dass der ursprünglich viel reicher auftretende gesammte Kiemenapparat nur zum Theil, nämlich an seinem vorderen Abschnitte sich fort erhielt. Ueber diese Frage kann nicht endgültig entschieden werden, denn es sind nur einige allerdings wichtige Thatsachen hierauf beziehbar. Einmal spricht für eine primitive Vermehrung und spätere Rückbildung der Kiemen mit Beschränkung ihrer Zahl das Bestehen zahlreicherer Kiemen bei manchen Haien (Notidaniden) und bei den Embryonen von Raja. Die Fixirung der Zahl der Kiementaschen auf fünf, wie sie bei der Mehrzahl der lebenden Selachier vorkommen, ist daher im Vergleiche zu jenem Verhalten eine Reduction, von der uns nur das Ende bekannt ist. Zweitens findet sich in der grossen Zahl der oberen Wurzeln des Vagus eine für eine primitive bedeutendere Höhe der Kiemenzahl zu verwerthende Andeutung. Aus diesen beiden Umständen mit Sicherheit auf eine primitive Vermehrung der Kiemen zu schliessen, halte ich nicht für gestattet, selbst nicht in Berücksichtigung der grossen Zahl von Kiemenbogen, welche in der niedersten Wirbelthierform, bei Amphioxus, bekannt ist. Da nun diese Thatsachen nicht gänzlich unberücksichtigt bleiben dürfen, so können sie wenigstens zur Begründung einiger Wahrscheinlichkeit jenes Verhältnisses dienen, welches wohl noch lange auf definitive Feststellung zu warten hat. Es wird also hier eine Hypothese erlaubt sein, die sich nicht bloss auf mehrere Thatsachen stützt, sondern auch keine Thatsache sich entgegen stehen hat.

Mit der Ablösung des als Kiemengerüste fungirenden Visceralskeletes von den ihm zugehörigen in der Fortsetzung der Wirbelsäule liegenden Segmenten entsteht für letztere ein gewisser Grad von Selbständigkeit mit Bezug auf das abgelöste Visceralskelet, aber eben dadurch werden engere Beziehungen jener Segmente zu einander eingeleitet, womit die einzelnen der letzteren ihre Selbständigkeit verlieren. Diese muss sich mit der Beweglichkeit mindern, und wird mit dem Aufhören derselben zu einer Verschmelzung führen. Die Wirbelsäule der Rochen und der Chimären bietet an ihrem aus verschmolzenen Wirbeln bestehenden Abschnitte treffende Beispiele für die gleiche Entstehung

Digitized by Google

durch Concrescenz gebildeter Wirbelcomplexe dar. Bei Chimaera ist der nur aus einer geringeren Wirbelzahl gebildete Complex durch den Stützapparat verständlich, welchen der mächtige dorsale Stachelstrahl sich aus den Dornfortsätzen der vordersten Wirbel gebildet hat. Die Concrescenz erscheint als eine Anpassung an jenes Gerüste, welches wieder eine Anpassung an den Stachelstrahl vorstellt. Aeussere, die Entwickelung des Stachelstrahls bedingende Verhältnisse wirkten so mittelbar auf einen Abschnitt der Wirbelsäule ein. In ähnlicher Weise ist das Verhältniss bei den Rochen. Der betreffende Abschnitt der Wirbelsäule gibt dem Schultergürtel eine Stütze ab und ist zugleich durch seine Lage unmittelbar hinter dem Kopfe und zwischen den mächtigen Brustflossen auf einen minimalen Grad von Beweglichkeit angewiesen. Wir haben also hier zwei einer Concrescenz günstige Momente: erstlich die Stützfunction für den Schultergürtel und zweitens die Lage zwischen den Brustflossen. Wir werden daher die grossartige Entfaltung der Brustflossen und deren Rückwirkung auf den Schultergürtel als Causalmoment für die Concrescenz eines Abschnittes der Wirbelsäule ansehen dürfen.

Lässt sich nun für die dem Cranium zu Grunde liegenden hypothetischen Wirbel eine ähnliche Ursache der Concrescenz erkennen, so ist auch der Weg zur Erklärung der Entstehung des Craniums gefunden. Die eine Concrescenz von Wirbelsegmenten bedingenden Momente erscheinen nun am Cranium nicht so einfach, wie sie vorhin für die Wirbelsäule aufgeführt wurden, aber sie entziehen sich auch in ihrer Complication nicht gänzlich der Nachforschung. Erstlich muss der Stützfunction für das Visceralskelet eine bedeutende Rolle zuerkannt werden. Durch am Cranium entspringende, am Visceralskelet inserirte Muskeln wird das letztere gegen das Cranium bewegt, und in dem Maasse, als die Actionen des Visceralskeletes einheitliche sind, entspringt für das Cranium die Anforderung eines soliden Continuums. Für die Ausbildung zu einem solchen ist dann zweitens die Beziehung des Craniums zu den höheren Sinnesorganen in Betracht zu nehmen, und ebenso jene zum Gehirn. Durch die Anpassung an das Labyrinth wird ein mächtiger Abschnitt der Schädelwand umgebildet, der durch seine laterale Ausdehnung sowohl die hinter ihm als vor ihm liegenden Abschnitte an Masse zurücktreten lässt, und damit zugleich die Bedeutung der dazu verwendeten Segmente verwischt. In ähnlicher Weise umgestaltend und die Selbständigkeit der ursprünglichen Segmente aufhebend, kann man sich den Einfluss der Entstehung der Orbitae vorstellen, und wird in gleicher Weise die Differenzirung der einzelnen von der Entwickelung des Gehirns und der Sonderung seiner Theile beeinflussten Abschnitte des cranialen Binnenraums in Anschlag bringen dürfen. Nicht weniger wichtig für die Entstehung einer Con-

Digitized by Google

crescenz von Wirbelsegmenten ist endlich die Lage am vordersten Abschnitte des Axenskeletes, welches mit diesem Theile bei der Locomotion beträchtlicheren Widerstand als an jedem anderen zu überwinden hat *). Wenn nun auch das Maass der Wirksamkeit dieser einzelnen Factoren keineswegs genau zu bestimmen ist, so ist doch ihr in der Concrescenz sich äusserndes Resultat nicht zu verkennen und erscheint im Allgemeinen als eine Anpassung an von aussen her wirkende Einflüsse.

Aus dem Aufhören der Selbständigkeit der einzelnen Segmente, welche durch Concrescenz einen einzigen Skelettheil bilden, resultirt der Mangel einer besonderen Muskulatur, den ich gleichfalls nicht als einen primitiven, sondern als einen secundären ansehen möchte. Die Muskulatur, welche das gesammte Cranium bewegt, beschränkt sich auf Insertionen am hintersten Abschnitt, den zum grössten Theile die Occipital-Region bildet. Dadurch gelangt die Oberfläche des Craniums dem grössten Theile nach unmittelbar unter das Integument, und empfängt somit eine neue im Gegensatz zum übrigen Axenskelete stehende Beziehung. Für diese muss übrigens ausser dem Zurücktreten der Muskeln auch noch die in dorsaler Richtung erfolgte Vergrösserung des bezüglichen Wirbelcomplexes in Anspruch genommen werden, welche in der Ausdehnung des Binnenraums, sowie durch die Verbindung mit dem Labyrinthe und manche andere untergeordnetere Veränderungen auftraten. Die aus diesen Factoren abgeleitete, die Muskulatur auf den hinteren Abschnitt beschränkende dorsale Ausdehnung des Craniums kann das Verhalten der Rami dorsales der Hirnnerven erklären, die sämmtlich sensibler Natur sind, entweder nur unbedeutende Zweige vorstellend, wie der Ramus dorsalis des Vagus und des Glossopharyngeus, oder, der Ausbildung der Endapparate entsprechend, zu mächtigen Nerven entfaltet, wie der Acusticus und der Ramus ophthalmicus des Trigeminus, von denen der erstere ebenso an die Differenzirung des Gehör-Labyrinthes angepasst ist, wie der sogenannte Ramus ophthalmicus mit der reichen Entfaltung der das ausgedehnte vordere Ende des Craniums umlagernden integumentären Sinnesorgane harmonirt.

Da die Concrescenz der das Cranium (resp. dessen vertebralen Theil) darstellenden Wirbel an die Abgliederung ihrer unteren, das Visceralskelet darstel-

*) Hier sei an ein analoges Verhalten am Brustflossenskelete der Haie erinnert, wo die vordersten dem Widerstand des umgebenden Mediums zuerst begegnenden Radien gleichfalls bedeutende Verschmelzungen erkennen und in gleicher Weise deuten lassen. Auch die voluminösere Entfaltung jener vordersten Radien, die in gleicher Weise wie die Concrescenz aus den höheren Ansprüchen an die Leistung ableitbar ist, bietet Analogieen mit dem Cranium, insofern an dessen vordersten Abschnitte (im Rostrum etc.) eine vom vertebralen Theile ausgehende Volumsentfaltung vorliegt.

Digitized by Google

lenden Bogen geknüpft aufgefasst werden muss, und ebenso mit der (palaeontologischen) Entwickelung der höheren Sinnesorgane in Verbindung steht, da ferner diese Theile in ihrer Ontogenie sehr bedeutend zusammengezogene Stadien aufweisen, so muss jener aus Acrania die cranioten Wirbelthiere hervorgehen lassende Vorgang zeitlich sehr weit zurückliegen.

Es wird dadurch verständlich, dass das Cranium nicht bloss im vollendeten Zustande keine discreten Wirbelsegmente mehr aufweist, sondern auch in seiner embryonalen Anlage nichts mehr davon erkennen lässt. Die bei den Haien, vor Allem bei den Notidaniden erhaltenen Spuren am Occipitalsegmente stellen sich dadurch um so höher in Rechnung.

Durch das Fehlen von Wirbelsegmenten in der ersten Anlage des Craniums wird die Beweisführung für die primitive Zusammensetzung eines grossen Abschnittes des Craniums aus Wirbeln zwar bedeutend erschwert, aber sie wird, wie ich gezeigt zu haben glaube, dadurch nicht gänzlich unmöglich gemacht. Auch die Bedeutung der Embryologie hat ihre Gränzen. Die Ueberschätzung ihres Werthes dünkt mich kein geringerer Fehler als die Unterschätzung, die von Jenen in so reichem Maasse geübt wird, welche nicht einmal die Bedeutung der Vererbung kennend, in den embryologischen Thatsachen nur Beziehungen zu den daraus hervorgehenden Einrichtungen des Organismus sehen. Eine Ueberschätzung der Embryologie wäre es aber, nur denjenigen Thatsachen einen genetischen Zusammenhang zuzuschreiben, welche überall embryologische Belege besitzen, und zu ignoriren, dass im Laufe der Ontogenie nicht bloss palaeontologisch weit aus einander liegende Zustände zusammengezogen sind, sondern dass gar manche derselben sogar übersprungen werden. Wenn wir wissen, dass bei den höheren Wirbelthieren nur eine geringe Anzahl von Visceralbogen sich bildet, und dass in nur dreien derselben auf das Visceralskelet niederer Wirbelthiere beziehbare Skelettheile entstehen, so werden wir, in Erwägung der zahlreicheren Visceralbogen und des darin sich bildenden Visceralskeletes der niederen Abtheilungen der Wirbelthiere, in der geringeren Zahl eine Rückbildung aus der grösseren sehen, und verknüpfen damit die beiden an sich sehr verschiedenen Thatsachen. Wir nehmen dann das spärliche Visceralskelet der höheren Formen aus dem reicheren der niederen durch Vererbung entstanden an, und werden dadurch nicht beirrt, dass bei den ersteren die Anlage des gesammten Visceralskeletes der niederen Wirbelthiere nicht mehr vorkommt. Dabei stützen wir uns auf die Veränderungen, welche das Visceralskelet bei den niederen Abtheilungen darbietet, indem wir sehen, dass schon innerhalb der einzelnen Gruppen eine Reduction erscheint.

Von zahlreichen anderen Beispielen dafür, dass die Ontogenie die lange

Digitized by Google

Wegstrecke der palaeontologischen Differenzirung bedeutend abgekürzt zeigt, will ich nur noch eines anführen. Im embryonalen Tarsus der Vögel habe ich zwei knorpelige Skelettheile nachgewiesen, von denen jeder einer grösseren Anzahl bei den Reptilien discret bestehender Knochen homolog ist. Bei manchen Reptilien zeigen diese schon die Tendenz zu einer engeren Verbindung unter einander, und bei anderen verbinden sie sich wirklich zu Einem Knochen, so dass bezüglich der Homologie dieses Stückes mit einem der bei den Vögeln einheitlich angelegten Knorpel kein Zweifel besteht. Und doch ist (mit seltenen Ausnahmen) keiner der beiden Tarsusknorpel der Vögel anders als durch ein continuirliches Knorpelstück angelegt. Das in der Reihe der Reptilien in einzelnen Stadien ausgedrückte Verhalten ist also bei den Vögeln nicht mehr auf einzelne embryonale Stadien vertheilt, sondern tritt sogleich in einem bei Reptilien erst spät erworbenen Befunde auf. Gegen die Anwendung dieser Beispiele von einer Zusammenziehung einzelner Stadien, einem Ueberspringen der niederen Zustände im Laufe der Ontogenie, kann man den Einwand erheben, dass beim Cranium doch der Fall anders liege; während in jenen Fällen durch die Vergleichung zu beweisen ist, dass z. B. ein auch in der ersten Anlage einheitlicher Skelettheil aus mehrfachen durch Concrescenz hervorging, so ist für die Deutung des Craniums als eines Wirbelcomplexes jene Art der Beweisführung unmöglich, denn es gibt kein Wirbelthier, an dem das Cranium einmal aus Wirbeln bestände. Von diesem Einwand liesse sich sofort die Hauptstütze wegnehmen, indem man bei Amphioxus den ganzen der Ausdehnung der Athemhöhle entsprechenden Abschnitt des Körpers als Kopf betrachtet, der dann aus zahlreichen einzelnen Wirbeln homodynamen Segmenten sich zusammensetzte und somit auf dem niedersten Zustande der Differenzirung sich befände *). Obgleich ich diese Deutung für richtig halte, will ich doch hier keinen Gebrauch von ihr machen, da der Zustand des Kopfes bei Amphioxus mit jenem der übrigen Wirbelthiere durch keine Uebergangsformen vermittelt wird.

*) In der That entsprechen alle Verhältnisse bei Amphioxus den Anforderungen, die man nach den für die Selachier gegebenen Darlegungen für den niedersten Zustand des Wirbelthierkopfes stellen muss. Wenn man jenen beträchtlichen Körpertheil von Amphioxus als Kopf zu deuten sich scheute, so geschah diess nur, weil man im Wirbelthierkopf stets eine relativ geringe Anzahl von Wirbelsegmenten zu suchen gewöhnt war. Bedenkt man die von den Selachiern her erkennbare viel grössere Zahl von Segmenten, und bringt man damit die Hinweisungen auf eine noch bedeutendere Zahl in Verbindung, so verliert die vorgetragene Deutung für Amphioxus das von vornherein Befremdende. Da aber dieser indifferente Kopftheil des Amphioxuskörpers nur discrete Segmente besitzt, fehlt ihm ein Cranium, für welches jene nur die Elemente vorstellen, und wir müssen ungeachtet des durch das Visceralskelet zu unterscheidenden Kopfes in Amphioxus einen Repräsentanten der Acrania sehen.

Digitized by Google

Ich begegne daher jenem Einwand auf eine andere Weise. Indem durch ihn die Unzulänglichkeit der embryologischen Nachweise zugestanden wird, treten die von mir angeführten Beispiele in bessere Kraft, denn durch sie sollte ja belegt werden, dass primitive Zustände in vielen embryologischen Befunden übersprungen werden, indem der in der ersten Embryonalanlage erscheinende Zustand sehr häufig nicht mehr den Einrichtungen entspricht, aus denen allein er sich gebildet haben kann. Was dann die Vergleichung betrifft, so ist allerdings die Aufstellung einer speciellen Homologie nicht möglich, da bei den Cranioten ein Craniumzustand mit discreten Wirbeln unbekannt ist. Um so vollständiger gelingt die Beweisführung auf den Weg der Homodynamie. Es war möglich, alle dem von der Chorda durchzogenen Abschnitte des Craniums zugetheilten Hirnnerven mit Spinalnerven zu vergleichen, und durch die Erkenntniss eines mit Spinalnerven gleichen Verhaltens darf auch der von ihnen durchsetzte Theil des Craniums um so mehr von einem mit der Wirbelsäule gleichen Abschnitte des Axenskeletes abgeleitet werden, als vieles Andere in der Schädelanlage mit der Wirbelsäule grösste Uebereinstimmung zeigt. Die Beziehung der Spinalnerven zu den Wirbelsegmenten inducirt die Aufstellung von Segmenten am Cranium nach Maassgabe der einzelnen mit Spinalnerven übereinkommenden Hirnnerven. So gelangt man zu demselben Resultate, wie durch die directe Vergleichung des einheitlichen Craniums mit einem aus discreten Wirbeln zusammengesetzten.

Die Verwerthung aller einzelnen aufgeführten, den Bau des Selachiercraniums betreffenden Thatsachen, sowie der aus ihnen gezogenen Schlüsse führt uns zu folgender Auffassung des Kopfskeletes.

Das gesammte Kopfskelet bildet einen ursprünglich mit dem übrigen Axenskelete in allem Wesentlichen übereinstimmenden Theil. Beide durchzieht die Chorda dorsalis, um welche obere und untere Bogenstücke sich bilden. Sie vertheilen sich auf die Metameren des Körpers und stellen Wirbelsegmente vor. Der die Chorda umziehende Theil des Bogenknorpels bildet den Wirbelkörper. Die oberen Bogen umschliessen einen das centrale Nervensystem bergenden Canal. Die unteren Bogen bieten am vorderen Theile des Körpers andere Verhältnisse als am hinteren, zeigen also eine Differenzirung. Am vorderen Abschnitte finden sich zwischen ihnen spaltartige Durchbrechungen, deren Wände das respiratorische Gefässnetz tragen, sie führen in die Athemhöhle, von deren Ende der Darmcanal beginnt. Die hinteren unteren Bogen dagegen liegen in der continuirlichen Leibeswand,

Digitized by Google

welche die Leibeshöhle umschliesst. Sie sondern sich längs der Leibeshöhle in bewegliche Anhänge, Rippen, und bleiben im hintersten oder caudalen Abschnitte des Körpers in primitiver Verbindung mit den Wirbelkörpern.

Die vorderen, die Athemhöhle umziehenden Bogen bilden das Visceralskelet. Sie gliedern sich von den ihnen zugehörigen Wirbelkörpern ab, und während an einem Theile von ihnen der respiratorische Apparat sich complicirter gestaltet, erliegen andere, die hinteren Visceralbogen, einer Rückbildung, so dass die Ausbildung der Kiemen an vorderen Bogen von einer Minderung der Kiemenbogenzahl begleitet wird. Die Beziehung zu den Kiemen erhält sich gleichfalls nicht für alle persistirenden Visceralbogen. Von den beiden vordersten ist es zweifelhaft, ob sie jemals Kiemenbogen waren, sie bilden die Lippenknorpel, und mit der Sonderung des dritten Bogens zu einem die Mundöffnung umgränzenden, sie öffnenden und schliessenden Apparate gliedert sich derselbe jederseits in zwei mächtige Knorpel, welche die Kiefertheile vorstellen. Damit geht eine Rückbildung der hinter dem Kieferbogen liegenden ersten Kiemenspalte einher. Sie reducirt sich von unten her auf einen schliesslich nur vom oberen Abschnitte der betreffenden Bogen begränzten Canal, der als Spritzlochcanal theilweise fortbesteht. Der folgende hat durch die Umwandlung der vor ihm liegenden Kiemenspalte gleichfalls Veränderungen erfahren. Er gliedert sich wie der Kieferbogen in je zwei Stücke, behält aber durch die hinter ihm liegende Kiemenspalte seine respiratorische Bedeutung, wenn er auch als Zungenbeinbogen bezeichnet wird. Von den folgenden Bogen bleiben fünf bis sieben als Kiemenbogen bestehen, doch dient der letzte nur zur Begränzung der letzten Kiemenspalte, da er keine Kieme mehr trägt. Die kiementragenden dieser Bogen bieten in Anpassung an die grössere Beweglichkeit fordernde Function an ihren oberen und unteren Stücken eine neue Gliederung.

Durch die ausser Zusammenhang mit dem dorsalen, aus Wirbelkörpern und oberen Bogen gebildeten Theile des Kopfskeletes vor sich gehende Sonderung des Visceralskeletes nach dem Princip der Arbeitstheilung in verschiedene Abschnitte bleibt jener obere Theil ausser directer Betheiligung und bildet ein Continuum, an welchem durch zahlreiche Anpassungen die primitive

Digitized by Google

Gleichartigkeit der Segmente verwischt wird. Dieser Abschnitt bildet das vertebrale Cranium, dessen Basis einer Summe von Wirbelkörpern entspricht, deren obere Bogen die seitlichen und oberen Theile des Craniums hervorgehen lassen.

Jene Anpassungen gehen theils von der An- und Einlagerung der Sinnesorgane aus, theils stehen sie mit Veränderungen des vordersten zum Gehirn sich umwandelnden Abschnittes des centralen Nervensystems in Verbindung.

Zum minderen Theile spielt auch das Visceralskelet noch eine Rolle, indem einige Stücke desselben zu dem durch Concrescenz entstandenen einheitlichen Cranium neue Beziehungen gewinnen. Durch voluminösere Entfaltung dehnt sich das persistirende Visceralskelet im Verhältniss zu dem ihm ursprünglich zugehörigen Theil des Craniums nach hinten zu aus und verliert damit zum grossen Theile die Lage unter dem Cranium. —

Indem sich diese Auffassung der Entstehung des Kopfskeletes durch die Verknüpfung zahlreicher oben im Einzelnen und ausführlich mitgetheilter Thatsachen begründen lässt, so fragt es sich noch, wie gross die Tragweite derselben sei und wie namentlich die übrigen Wirbelthiere sich hiezu verhalten. Die Verbindung mit Amphioxus ist bereits angeknüpft worden, und die Uebertragung derselben Auffassung auf die Craniota ist in dem Maasse berechtigt, als das Kopfskelet derselben von jenem der Selachier sich ableiten lässt. In dieser Beziehung fällt die Thatsache schwer ins Gewicht, dass wir bei den Selachiern es mit einem »Primordialcranium« zu thun hatten, und dass ebenso das Visceralskelet ein »primordiales« ist, beide in Verhältnissen uns entgegentretend, gegen welche die der übrigen Craniota in bedeutenden Umwandlungen erscheinen. Wenn sich das, was das Kopfskelet der Selachier an primitiven, auf eine erste nicht mehr bestehende Kopfskeletform beziehbaren, aber die Reconstruction dieser Form aus der Vergleichung gestattenden Organisationserscheinungen besitzt, bei den übrigen Wirbelthieren, selbst bei Ganoïden und Teleostiern, nicht mehr in demselben Grade erhalten hat, so ist das keineswegs befremdend und die für die Selachier gewonnene Auffassung abschwächend, vielmehr entspricht es genau den Veränderungen, welche mit der weiteren Entfernung vom gemeinsamen Ausgangspunkte nach dem Gesetze der Divergenz des Charakters der Organisation Platz greifen mussten. Bereits innerhalb der Abtheilung der Selachier gehen viele der die Urform des Kopfskeletes bekundenden Einrichtungen bedeutende Modificationen ein. Schon bei den Haien zeigen sich diese in einzelnen Gruppen, und noch mehr sind sie bei den Rochen ausgeprägt, die Abweichung von

Digitized by Google

der Urform in gleichem Maasse bezeugend. Jene primitiven Verhältnisse sind somit auslaufende Erscheinungen, für die eine Fortsetzung in höher differenzirte Abtheilungen um so weniger zu erwarten ist, als sie selbst bei den Selachiern schon den typischen Charakter verlieren.

Von früheren Erklärungsversuchen des Kopfskeletes ist der hiemit gelieferte verschieden. Anstatt die primitive Zusammensetzung des Craniums aus einzelnen Wirbeln durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere hindurch zum Nachweis zu bringen, wie es die auf den knöchernen Schädel gegründete alte Wirbelhypothese versucht hatte, finden wir gerade an den von jenen Forschungen nicht berührten, im knorpeligen Zustande beharrenden Primordialcranien das primitive Verhalten am deutlichsten. Die von mir in dieser Schrift begründete Hypothese findet daher nirgends mit jener älteren einen directen Verknüpfungspunkt. Das materielle Substrat ihrer Begründung ist für beide Hypothesen ein gänzlich verschiedenes, für mich war es der erste Zustand des Kopfskeletes, der seine höchste Ausbildung bei den Selachiern zeigt, bei den übrigen Cranioten räumlich oder zeitlich nur theilweise sich erhaltend, und in verschiedenem Maasse durch neue Gebilde, die Kopfknochen, verdrängt, zerstört und ersetzt; für die ältere diesen primordialen Zustand des Craniums ignorirende Hypothese bilden die Kopfknochen selbst das Substrat. Die Cranien ohne Knochen liegen dabei gänzlich ausser dem Bereiche der Beurtheilung, denn es sind Gebilde, an denen von jenem Standpunkte aus noch keine Segmente unterscheidbar sind. Am Cranium kommt demnach ganz verschieden von der Wirbelsäule die Andeutung einer Gliederung erst mit der Ossification zur Erscheinung. Nach unserer Auffassung dagegen ist die Metamerie am Knorpelcranium der Selachier nur in ihren letzten Ausläufern wahrnehmbar. Sie ist am Substrate selbst zwar nicht im vollsten Umfange vorhanden, aber sie ist erschliessbar aus zahlreichen Thatsachen, von denen keine mit der anderen im Widerspruch steht.

Eine andere Verschiedenheit gegen die ältere, das ganze Cranium in eine verhältnissmässig geringe Zahl von Segmenten zerlegende Auffassung bildet die grössere Zahl der Metameren, sowie deren Beschränkung auf die hintere als vertebrale bezeichnete Hälfte des Craniums.

Sowohl in der Methode als im concreten Objecte und endlich im speciellen Ergebnisse meiner Untersuchung bestehen somit bedeutende Unterschiede von der früheren das gleiche Thema behandelnden Forschung. Bei dieser Verschiedenheit der Wege ist das Endziel doch das gleiche geblieben: die Erkenntniss nämlich, dass im Kopfskelet der Wirbelthiere keine absolut neue, dem übrigen Organismus fremde Bildung vorliege, sondern dass dasselbe durch Umformung

Digitized by Google

derselben Theile entstanden sei, wie sie minder verändert das übrige Axenskelet als Wirbel zusammensetzen. —

Indem ich diese Abhandlung schliesse, glaube ich noch den Wunsch aussprechen zu dürfen, der Leser möge bei Beurtheilung des Ganzen vom Einzelnen ausgehend die thatsächlichen Grundlagen prüfen, auf welche ich meine Folgerungen stütze. Aber ebenso nöthig ist wieder die Verknüpfung der einzelnen Thatsachen und deren Werthschätzung für's Ganze. Wer von vorn herein in der Organismenwelt nur zusammenhangslose Existenzen sieht, bei denen etwaige Uebereinstimmungen der Organisation als zufällige Aehnlichkeiten erscheinen, der wird den Resultaten dieser Untersuchung fremd bleiben, nicht bloss weil er die Folgerungen nicht begreift, sondern vorzugsweise weil ihm die Bedeutung der Thatsachen entgeht, auf welche jene sich gründen. Die Thatsache an sich ist aber ebenso wenig ein wissenschaftliches Ergebniss, als eine Wissenschaft aus blossen Thatsachen sich zusammensetzt. Was letztere zur Wissenschaft bildet, ist ihre Verknüpfung, durch jene combinatorische Denkthätigkeit, welche die Beziehungen der Thatsachen zu einander bestimmt.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Für sämmtliche Tafeln gültige Bezeichnungen,
sofern bei einzelnen Figuren nicht eine besondere Bezeichnung
aufgeführt ist.

A. An den Darstellungen des Craniums.

Ch Chorda dorsalis.
W Wirbelsäule.
Fo Occipitalloch.
Co Occipitalleiste.
op Seitlicher Occipitalfortsatz.
oc Occipitalcondylus.
ob Occipitalfacette.
Po Postorbitalfortsatz.
Pr Praeorbitalfortsatz.
Vp Vestibularvorsprung der Labyrinth-Region.
α Vorsprung des vorderen
β » » hinteren } Bogenganges.
γ » » äusseren
v Mündung eines in den Schädel führenden Canals.
ky Gelenkfläche für das Palato-Quadratum am Postorbitalfortsatz.
g Gelenkfläche für den Zungenbeinbogen.
g' Gesonderter Theil derselben.
gf Hinterer Fortsatz des Pfannenrandes.
gf' Oberer Fortsatz des Pfannenrandes.
B Basalecke.
Bp Basalplatte.
δ Loch in derselben.

Digitized by Google

mg Palato-Basal-Gelenkfläche.
os Augenstiel.
C Querer Basalcanal.
ca Carotiscanal.
S Sattellehne.
ps Praesphenotdvorsprung.
Py Parietalgrube.
π Vorderes, *ϱ* Hinteres } Parietalloch.
R Rostrum.
R' Medialer, *r* Lateraler } Schenkel.
r' Anhang des Rostrums.
D Praefrontallücke.
m Schlussmembran derselben.
E Basalcommunication.
V' Mediane Leiste des Internasalknorpels.
N Nasenkapsel.
Na Nasengrube.
Ol Olfactoriusbucht der Schädelhöhle.
M Seitlicher Fortsatz der Ethmotdal-Region.

Nervenaustrittsstellen:

Vg Vagus.
vg Sogenannte untere (vordere) Wurzeln derselben (Hypoglossus).
Gp Glossopharyngeus.
Fa Facialis.
f Knorpelbrücke über den Facialisaustritt.
fa Fenster des Facialiscanals.
Tr Trigeminus.
τ Knorpelbrücke über den Ramus I. Trigemini.
Tr' Erster Ast des Trigeminus (R. ophthalmicus).
φ Foramina supraorbitalia.
cp Austrittsöffnung des R. ophthalmicus aus der Orbita (orbitale Oeffnung des Praeorbitalcanals).
cp' Austrittsöffnung des R. ophthalmicus auf das Schädeldach (frontale Oeffnung des Praeorbitalcanals).
ip Praeorbital-Incisur.
co Obere Oeffnung des Ethmotdalcanals.
co' Untere Oeffnung desselben.
is Ethmotdal-Incisur.
pr Kleines Praeorbitalloch.
w Innere (orbitale) Oeffnung, *w'* Aeussere » » } des Orbito-Nasalcanälchens.

Digitized by Google

B. An den Darstellungen des Visceralskeletes.

L Praemaxillarknorpel.
L' Maxillarknorpel.
L'' Praemandibularknorpel.
PQ Palato-Quadratknorpel (Oberkiefer).
Q Quadratstück desselben.
P Gaumentheil desselben (Oberkieferfortsatz).
P' Abgelöstes Stück.
p Gelenkfortsatz.
m Muskelfortsatz.
Md Mandibularknorpel (Unterkiefer).
kr Spritzlochknorpel.
Hm Oberes Stück
hy Unteres " } Radien } des Zungenbeinbogens.
hr *hr'* *hr''* } Radien
C Copula
I, II, III, IV, V, VI, VII Erster bis siebenter Kiemenbogen.
An denselben:
1 Unteres Endglied, Copulare.
2 Unteres } Mittelglied.
3 Oberes }
4 Oberes Endglied, Basale.
c' c'' c''' c'''' Copulae.
C' Letzte Copula, Copulaplatte.
βe Ventrale } Spangen der äusseren Kiemenbogen.
βe' Dorsale }

Die Darstellungen auf Taf. I—XX sind sämmtlich in natürlicher Grösse, bis auf einzelne Figuren, deren Verhältniss besonders bemerkt ist.

Tafel I.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. " " " " " Hexanchus.
Fig. 3 " " " " " Scymnus.

Tafel II.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Cestracion.
Fig. 2. " " " " " Galeus.
Fig. 3. " " " " " Acanthias.
Fig. 4. " " " " " Prionodon glaucus.

Digitized by Google

Tafel III.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Craniums von Rhynchobatus laevis.
Fig. 2. » » » » » Raja.
Fig. 3. » » » » » Torpedo.
Fig. 4. » » » » » Pristis.
Fig. 5. » » » » » Trygon.
Fig. 6. Bezahnung des Oberkieferstückes bei Hexanchus griseus nahe am hintersten Ende. Doppelt vergrössert.
Fig. 7. Bezahnung des Unterkiefers von demselben an entsprechender Stelle. Doppelt vergrössert.
Für Fig. 6 u. 7:
a, b die letzten scharfen Zähne,
c Uebergangsformen zu
d, e hinterste Plattenzähne.

Tafel IV.

Fig. 1. Mediandurchschnitt des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. » » » » Hexanchus.
(Die Ethmotdal-Region dieses Präparates ist von oben nach abwärts etwas comprimirt.)
Fig. 3. Mediandurchschnitt des Craniums von Scymnus.

Tafel V.

Fig. 1. Medianschnitt des Craniums von Mustelus.
Fig. 2. » » » » Galeus.
Fig. 3. » » » » Prionodon melanopterus.
Fig. 4. » » » » Scyllium catulus.
Fig. 5. » » » » Cestracion. Verkleinert (vergl. Taf. II. Fig. 1).
Fig. 6. » » » » Squatina.

Tafel VI.

Fig. 1. Medianschnitt des Craniums von Centrophorus calceus.
Fig. 2. » » » » Acanthias.
Fig. 3. » » » » Rhynchobatus.
Fig. 4. » » » » Raja.
Fig. 5. » » » » Torpedo marmorata.
Fig. 6. » » » » Trygon.

Tafel VII.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Heptanchus.
Fig. 2. » » » » » Hexanchus. Verkleinert.
Fig. 3. » » » » » Scymnus.
Fig. 4. » » » » » Acanthias.
Fig. 5. » » » » » Centrophorus granulosus.
Fig. 6. » » » » » Spinax niger.

Digitized by Google

Tafel VIII.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Centrophorus calceus.
Fig. 2. » » » » » Mustelus.
Fig. 3. » » » » » Galeus.
Fig. 4. » » » » » Prionodon glaucus.
Fig. 5. » » » » » Scyllium catulus.
Fig. 6. » » » » » Pristiurus.

Tafel IX.

Fig. 1. Obere Ansicht des Craniums von Zygaena. Die punktirte Linie *CN* deutet die Ausdehnung der Nasengrube an. Verkleinert.
Fig. 2. Obere Ansicht des Craniums von Rhynchobatus.
Fig. 3. Vordere Ansicht des Craniums von Cestracion. Verkleinert.
Fig. 4. Hintere Ansicht desselben. Verkleinert. Rechterseits ist das obere Stück des Zungenbeinbogens entfernt, welches links in seiner Verbindung mit dem Unterkiefer sichtbar ist.
su Sustentaculum.
Fig. 5. Hinterer Abschnitt des Craniums von Zygaena in seitlicher Ansicht. Verkleinert.
Fig. 6. Kopfskelet von Myliobatis, seitliche Ansicht. Das Hyomandibulare ist an seinem Schädelgelenke etwas nach vorn gezogen und zugleich über den Gelenkkopf des Unterkiefers vorgerückt dargestellt.
α Nasenflügelknorpel.
z Knorpelstück am Hyomandibulare..
F » » Unterkiefer.

Tafel X.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Hexanchus.
Fig. 2. » » » » » Heptanchus.

Tafel XI.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Scymnus.
Fig. 2. » » » » » Squatina.
Fig. 3. » » » » » Mustelus.
Fig. 4. Ventrale » » » » Trygon tuberculata.

Vom Kiemenskelete ist nur die Copula des Zungenbeinbogens *C*, sowie die Copularplatte *C'* dargestellt, letztere nur mit ihrem vordersten Theile.

R Rostrum.
N Nasenkapseln.
α Innerer, *β* Aeusserer } Nasenflügelknorpel.
L Lippenknorpel (Praemaxillarknorpel).
M Schädelflossen-Knorpel.
Pp Propterygium der Brustflosse.
Bp Basalstück des Propterygiums.
Bp' Vorderer dem Cranium articulirender Theil desselben.

Digitized by Google

Tafel XII.

Fig. 1. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Centrophorus calceus.
Fig. 2. » » » » » » Galeus.
Fig. 3. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Cestracion mit dem äusseren Visceralskelet. Verkleinert.
Fig. 4. Ansicht des Kopfskeletes von Squatina von oben.
Fig. 5. Visceralskelet von Scyllium mit dem Herzen und Herzbeutel, von der ventralen Fläche gesehen.
dc Ductus Cuvieri, lagert in einem Einschnitte des letzten Kiemenbogens.
at Vorhof.
V Herzkammer.
ca Conus arteriosus.
ab Stamm der Kiemenarterie.
P Pericardium, dessen ventrale Wand entfernt ward.
ϱ ϱ' Rudimente von Kiemenstrahlen.

Tafel XIII.

Fig. 1. Kopfskelet von Raja von oben gesehen. $\frac{1}{1}$.
Fig. 2. Kopfskelet und Brustflossen von Trygon von oben.
Pp Propterygium der Flosse.
Bp Basale des Propterygium.
R Radien der Flosse.
Fig. 3. Kopfskelet von Torpedo von oben.
l l' Ligamente.
Fig. 4. Kiemenbogen von Pristis mit den Kiemenblättchen. $\frac{1}{1}$.
l Leistenförmiger Vorsprung, von welchem die lateralen Blättchen entspringen.
Fig. 5. Skelet des zweiten Kiemenbogens von Pristis. $\frac{1}{1}$.
ϱ Mittelstrahl mit den benachbarten Radien an der Basis verschmolzen.
Fig. 6. Skelet des ersten Kiemenbogens von Pristis.
a Oberes, *b* Unteres } Gliedstück.
c Scheinbares Mittelglied.

Tafel XIV.

Fig. 1. Kopfskelet von Rhynchobatus, in ventraler Ansicht. Am linken Schädelflossenknorpel *M* ist eine straffe, denselben mit der Nasenkapsel verbindende Membran μ angegeben.
Fig. 2. Kopfskelet von Pristis in ventraler Ansicht. Boden der Nasengruben offen gelegt; rechterseits die Riechschleimhaut herausgenommen.
ol' Eintrittsloch des Riechnerven.
Die medialen Theile des Visceralskeletes sind zu einer Platte Σ verbunden, an der Leisten und Canäle sich erheben, letztere von einem das Herz bergenden Raume ausgehend, dessen Decke das vergrösserte Copulastück *C'* bildet.

Digitized by Google

a Canal für den vorderen Theil des Kiemenarterienstammes.
b Vordere Mündung dieses Canals.
c Vordere seitliche Oeffnung.
d Hintere seitliche Oeffnung des Kiemenarteriencanals.

Fig. 3. Ventrale Ansicht des Kopfskeletes von Trygon. Die Kiemenbogen sind linkerseits weggenommen bis auf einen Theil der oberen Verbindungsstücke (*br*) mit der Wirbelsäule.
a' Lateraler Theil, *b* Medialer » } der Nasenöffnung.
α Nasenflügelknorpel.
β Medialer, *γ* Lateraler } Fortsatz desselben.
Σ Copula sämmtlicher Kiemenbogen.

Fig. 4. Hintere Ansicht des Craniums von Raja. Verkleinert.
Fig. 5. » » » » » Pristis.
Fig. 6. Kiemenbogenskelet von Raja, linke Hälfte von der Innenseite. Verkleinert.
Fig. 7. Medianschnitt durch die Sattellehne der Schädelbasis von Acanthias (Embryo von 25 Cm. Länge), schwach vergrössert.
Fig. 8. Spritzlochknorpel: *A* von Centrophorus granulosus,
B » Acanthias vulgaris,
C » Scyllium catulus.

Tafel XV.

Fig. 1. Hintere Ansicht des Kopfskeletes von Heptanchus. Die Kiemenbogen sind nicht mit dargestellt, dagegen ist der ganze dem Kieferbogen angeschmiegte Zungenbeinbogen sichtbar.
l Ligament vom Cranium zum oberen Ende des Hyomandibulare.
l' Tieferes Ligament.

Fig. 2. Hintere Ansicht des Kopfskeletes von Hexanchus. Verkleinert.
Fig. 3. Seitliche Ansicht des Kopfskeletes von Rhynchobatus.

Tafel XVI.

Fig. 1. Untere Ansicht des Kopfskeletes von Centrophorus calceus. Das äussere Kiemenskelet ist in situ dargestellt.
Fig. 2. Untere Ansicht der Ethmoidal-Region von Cestracion.
Fig. 3. Dieselbe Darstellung von Heptanchus.
Fig. 4. » » » Acanthias.

Für die drei Figuren gilt:
a Laterale Oeffnung der Nasengrube.
b Mediale » » »
α Vorderer Fortsatz des Nasenflügelknorpels.
β Hinterer Fortsatz desselben.
l Membranös verschlossene Lücke in der unteren Nasengrubenwand.

Fig. 5. Unterfläche des Kopfes von Scyllium canicula. Auf der rechten Seite ist das Skelet präparirt, links das Integument gezeichnet.

Digitized by Google

Mf Mundwinkelfalte.
Nk Nasenklappe.
Nr Nasenrinne.

Fig. 6. Dieselbe Darstellung von Pristiurus melanostomus.
Bezeichnung wie in voriger Figur.
* Freies dem Unterkiefer angeschlossenes Knorpelstück — (Kieferbogen-Radius).

Fig. 7. Mund und Nasenregion von Raja vomer, rechterseits ist das betreffende Skelet präparirt, während linkerseits die Umrisse der Skelettheile auf den Weichtheilen mit punktirten Linien angegeben sind.
α, *β* wie Fig. 4.

Tafel XVII.

Fig. 1. Kopfskelet von Raja von der Unterfläche. $\frac{1}{2}$.
Fig. 2. Aeusseres Visceralskelet von Galeus in ventraler Ansicht.
H Herzkammer.
Ca Conus arteriosus.
Fig. 3. Aeusseres Visceralskelet von Cestracion in ventraler Ansicht und in der Beziehung zu den Kiemen dargestellt. Verkleinert.
Fig. 4. Basis cranii von Scymnus (linke Hälfte ohne die Nasengegend).
Fig. 5. Basis cranii von Cestracion (rechte Hälfte ohne die Nasengegend).
Fig. 6. Untere Ansicht der Nasengegend von Mustelus.
Bezeichnung wie in Fig. 4 auf vorhergehender Tafel. Die Nasenklappe (*α*) ist vorwärts aufgeschlagen.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Kiemenskelet von Heptanchus von oben. Verkleinert.
Fig. 2. „ „ Hexanchus von oben, rechte Hälfte nach aussen niedergelegt. Verkleinert.
Fig. 3. „ „ Acanthias in ventraler Ansicht.
Fig. 4. „ „ Scyllium catulus, linke Hälfte, innere Ansicht.
Fig. 5. „ „ Prionodon glaucus, ventrale Ansicht.
Fig. 6. „ „ Spinax niger, ventrale Ansicht.

Tafel XIX.

Fig. 1. Kiemenskelet von Squatina, ventrale Ansicht.
Fig. 2. „ „ Scymnus.
Fig. 3. „ „ Cestracion.
Fig. 4. „ „ Galeus, obere Ansicht, rechte Hälfte der Bogen niedergelegt.

Tafel XX.

Fig. 1. Ventrale Ansicht des Kopfskeletes von Torpedo.
Fig. 2. Oberkieferfortsatz des Palato-Quadratknorpels von Hexanchus, innere Ansicht.
m Muskelinsertionsstelle.
Fig. 3. Dieselbe Darstellung von Heptanchus.
g Gelenkfläche gegen den Postorbitalfortsatz.

Digitized by Google

Fig. 4. Dieselbe Darstellung von Centrophorus calceus.
Fig. 5. Linke Labyrinth-Region des Craniums von Hexanchus in horizontalem Durchschnitt.
Fig. 6. Dieselbe von Heptanchus.
Fig. 7. » » Centrophorus calceus.

Für Figg. 5—7:

CC Cavum cranii.
p Labyrinth-Vorsprung ins Cavum cranii.
Cb Crista occipitalis.
Vs Vorhof.
α' Ampulle des vorderen Bogenganges.
β' Hinterer Bogengang auf dem Querschnitte.
γ' Ampulle des äusseren Bogenganges.
γ'' Aeusserer Bogengang.
c Canal in die Schädelhöhle.
rg' Canälchen für den Ramus dorsalis des N. vagus.
gp » » » » » » N. glossopharyngeus.
φ' φ'' » » Rami frontales des R. ophthalmicus.

Fig. 8. Senkrechter Durchschnitt der linken Labyrinth-Region des Craniums von Heptanchus.
CC Cavum cranii.
Pb Postorbitalfortsatz.
g Gelenkfläche.
v Vorhof.
e Aeusserer Bogengang.
p Ende des hinteren
p' Anfang des hinteren } Bogenganges.
Vp Vestibularvorsprung.

Fig. 9. Dieselbe Darstellung von Acanthias.
a Anfang des vorderen Bogenganges.
Die übrigen Bezeichnungen wie in vorhergehender Figur.

Tafel XXI.

Fig. 1. Vordertheil eines 3,5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris in ventraler Ansicht.
ol Riechgrube.
m Mundöffnung.
br Aeussere Kiemenfäden der Spritzlochkieme.
K Kieferbogen.
P Anlage der Brustflosse.
D Dottersackstiel.
Fig. 2. Seitliche Ansicht desselben Embryo nach Entfernung der äusseren Spritzlochkiemen. Bezeichnung wie in Fig. 1.
Fig. 3. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von 3,7 Cm. Länge.
V Vorderhirn.
M Mittelhirn.

Digitized by Google

H Hinterhirn.
N Nachhirn.
Ch Chorda dorsalis.
ch Vorderes hakenförmig gekrümmtes Ende derselben.
m Mundöffnung.
Sp Innere Oeffnungen der Kiementaschen.

Fig. 4. Kopf eines älteren (5 Cm. langen) Embryo im Medianschnitt.
k Herzkammer.
Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch den occipitalen Theil der Basis cranii eines 12 Cm. langen Embryo von Heptanchus cinereus, mässig starke Vergrösserung.
Ch Chorda dorsalis.
C Chordascheide.
F Skeletogene Scheide.
L Membrana limitans.
B Knorpel der Schädelbasis.

Fig. 6. Querschnitt durch die Basis cranii desselben Embryo näher gegen die Sattelregion.
B' Knorpel der Schädelbasis über der skeletogenen Chordascheide von beiden Seiten her zusammentretend.
Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 5.

Fig. 7. Theil eines senkrechten Querschnittes durch die Schädelbasis eines 5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris (cf. Taf. XXII, Fig. 2), starke Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 5.

Fig. 8. Querschnitt durch die Schädelbasis eines Embryo von Acanthias vulgaris von 24 Cm. Länge. Schwache Vergrösserung.
K Verkalkte Corticalschicht.
Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 5.

Tafel XXII.

Fig. 1. Senkrechter Querschnitt durch die Labyrinth-Region des Kopfes eines Acanthias-Embryo von 3,5 Cm. Länge.
Ch Chorda dorsalis, umgeben von ihrer als heller Saum erscheinenden Scheide.
K Knorpel der Schädelbasis.
A Vorhoftheil des Labyrinthes.
B Bogengang-Anlage.
R Recessus Labyrinthi in den auf die Schädeloberfläche ausmündenden Labyrinthcanal führend.
C Querschnitt durch den Labyrinthcanal.
S Spritzloch-Canal.
N Nervenstamm (Facialis).

Fig. 2. Senkrechter Querschnitt durch die Basis cranii eines 5 Cm. langen Acanthias-Embryo.
Ch Chorda dorsalis.
E Aeusserste Chordaschicht (Chorda-Epithel).
C Chordascheide.

Digitized by Google

F Skeletogene Scheide.
L Membrana limitans (externa).
B Knorpel der Schädelbasis.

Fig. 3. Theil eines senkrechten Querschnittes durch die Schädelbasis eines 3,5 Cm. langen Embryo von Acanthias vulgaris. Starke Vergrösserung.
Bezeichnung wie in voriger Figur.

Fig. 4. Theil eines senkrechten Querschnittes durch einen Wirbelkörper eines 5 Cm. langen Acanthias-Embryo.
B Knorpel des oberen Bogenstückes.
Uebrige Bezeichnung wie in Fig 2.

Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch die Schädelbasis eines 14 Cm. langen Embryo von Scymnus lichia. Schwache Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

Fig. 6. Senkrechter Querschnitt durch die Basis cranii eines 13 Cm. langen Embryo von Mustelus vulgaris. Schwache Vergrösserung.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

Fig. 7. Querschnitt durch die Basis desselben Craniums weiter nach vorn gegen die Sattellehne zu.
Bezeichnung wie in Fig. 2.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Fig. 1.

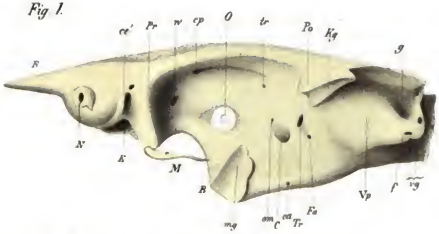


Fig. 2.

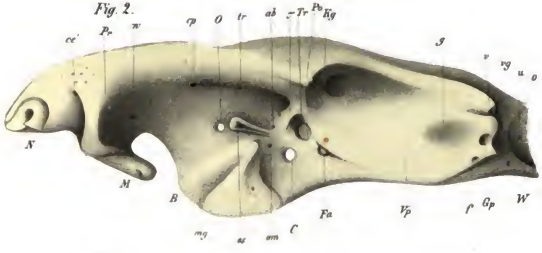
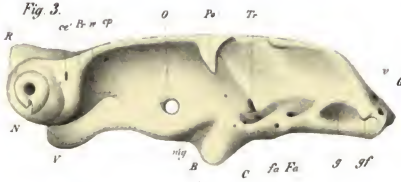
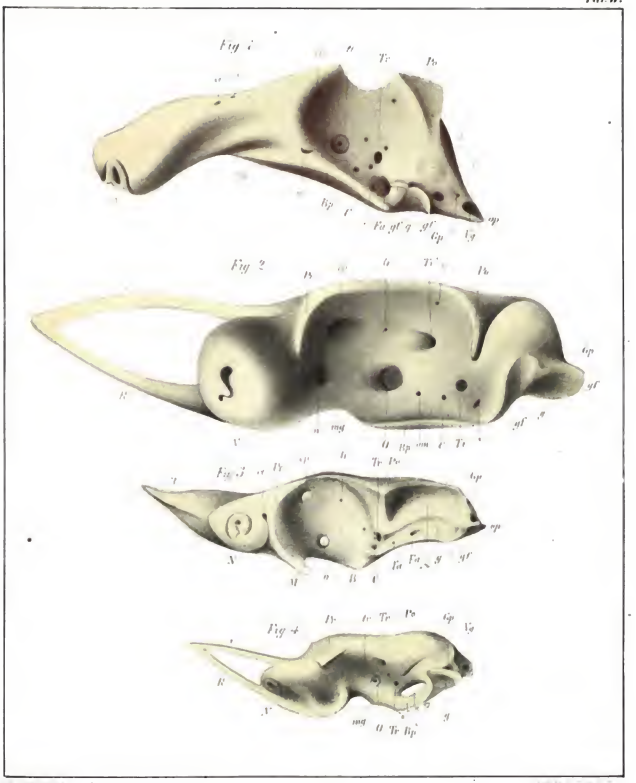


Fig. 3.



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1

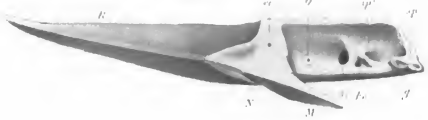


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 7.

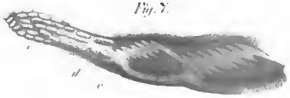


Fig. 6

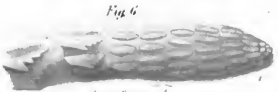


Fig. 1.

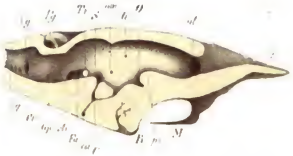


Fig. 2.

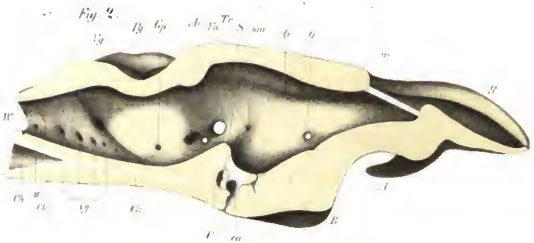
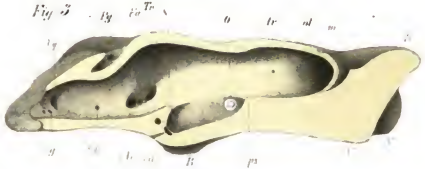
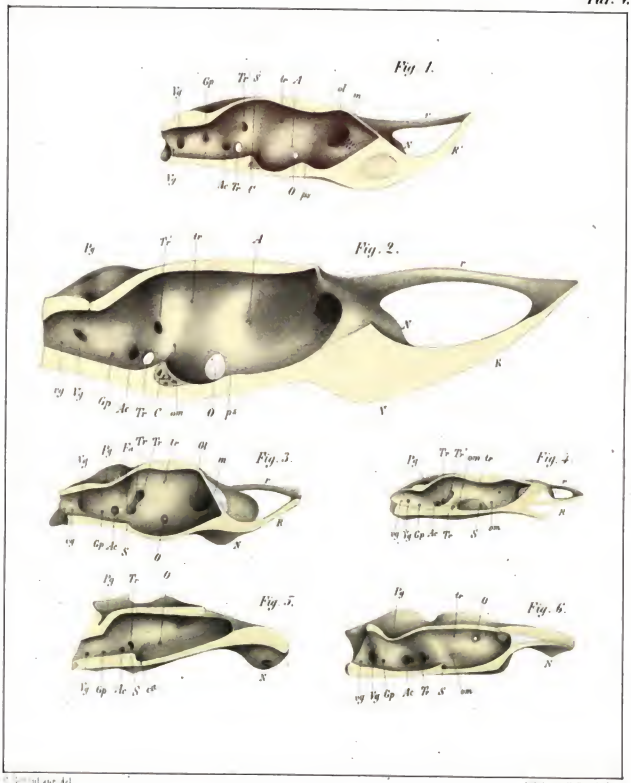


Fig. 3.



Digitized by Google



C. Bergmann del.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

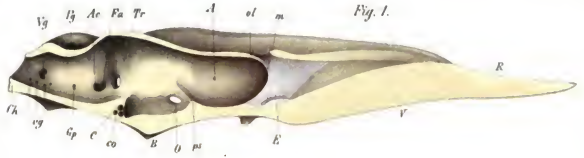


Fig. 1.

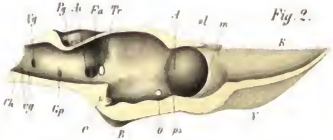


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

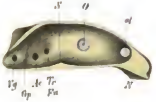
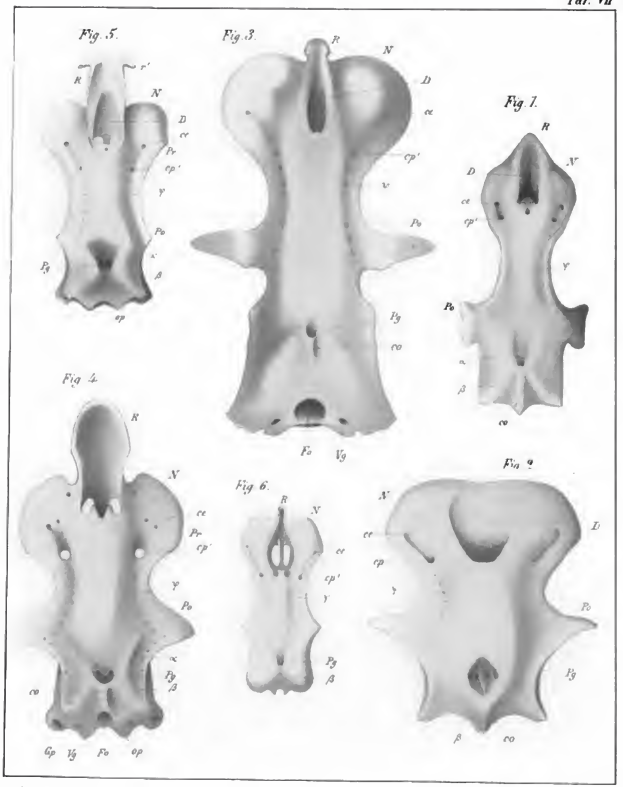


Fig. 6.

C. Gegenbaur del. Lith. Anst. v. F. Gutsch, Carlsr.

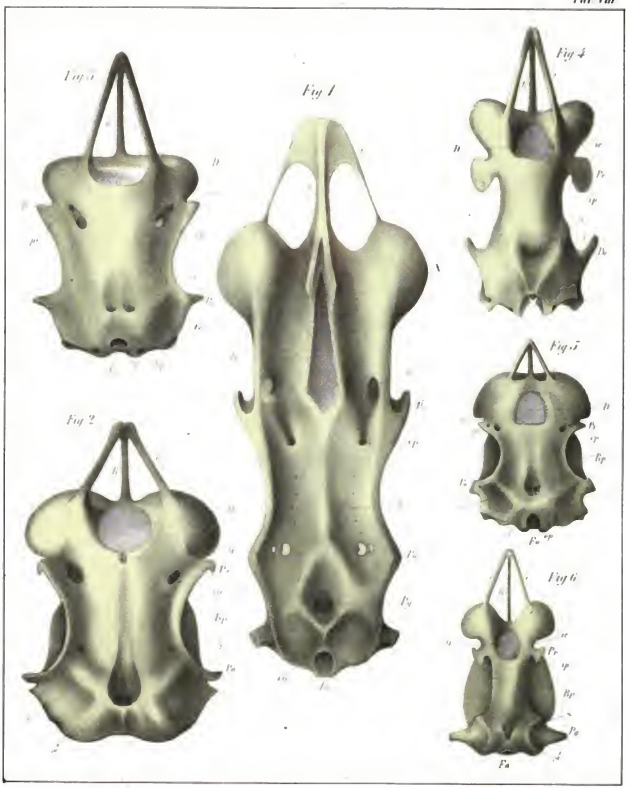
Digitized by Google

Digitized by Google

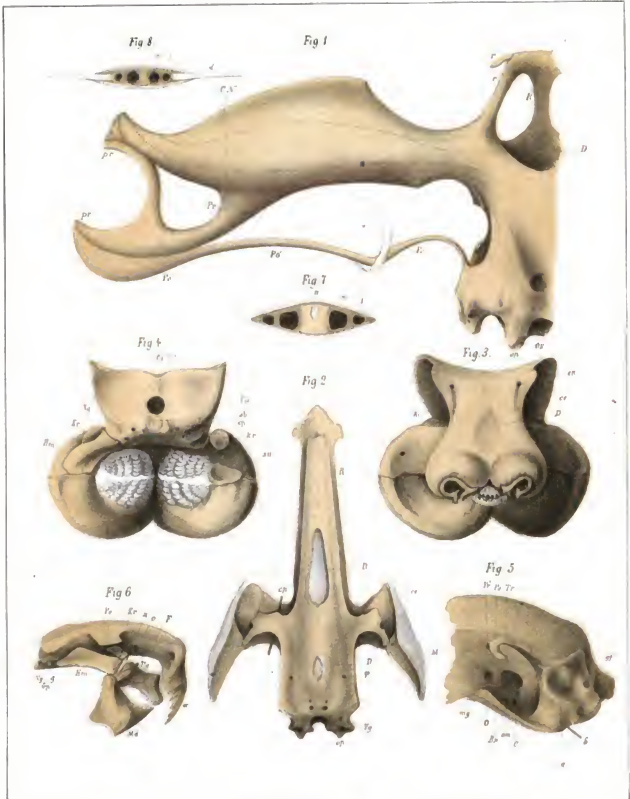


Digitized by Google

Digitized by Google



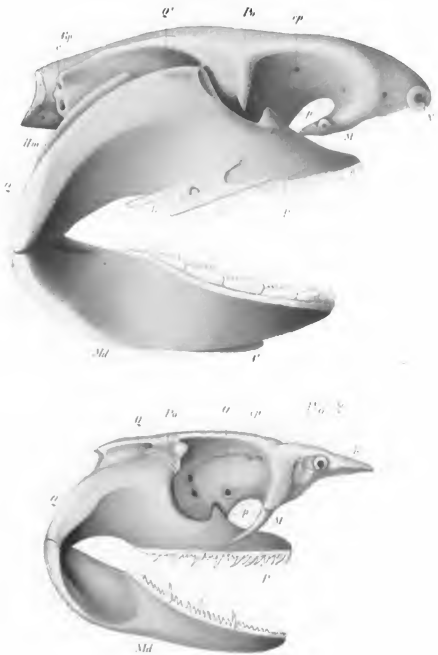
Digitized by Google



Digitized by Google

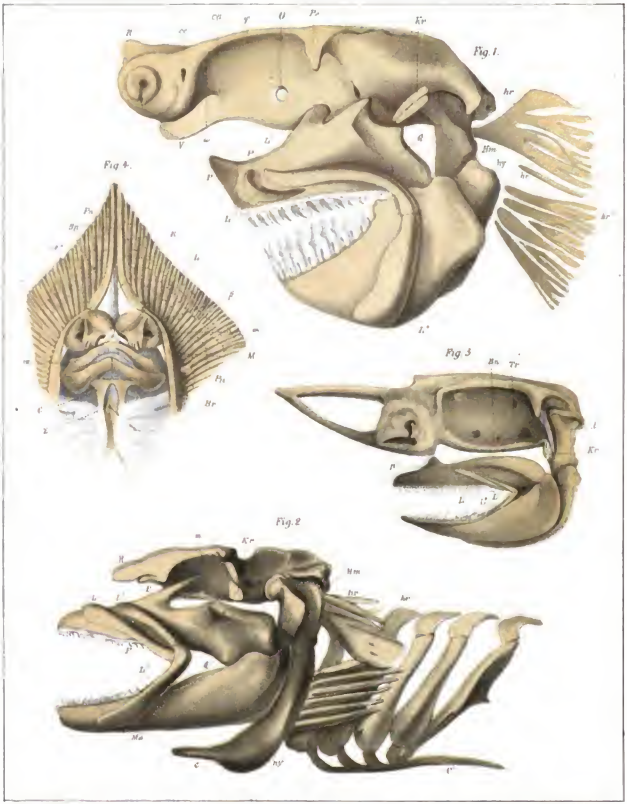
Digitized by Google

Fig. 1.



Digitized by Google

Taf. XI

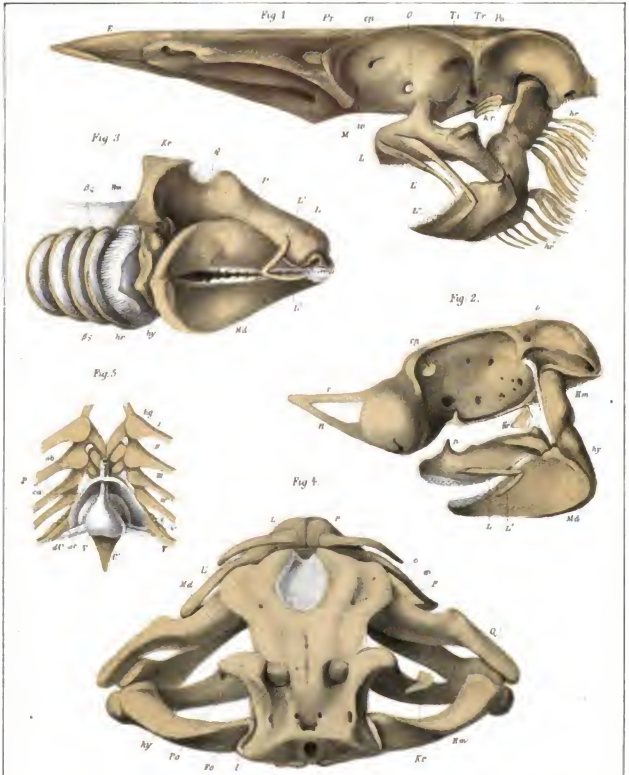


v. Gegenbaur del.

Lith. Anst. v. J. F. Bach, Leipzig

Digitized by Google

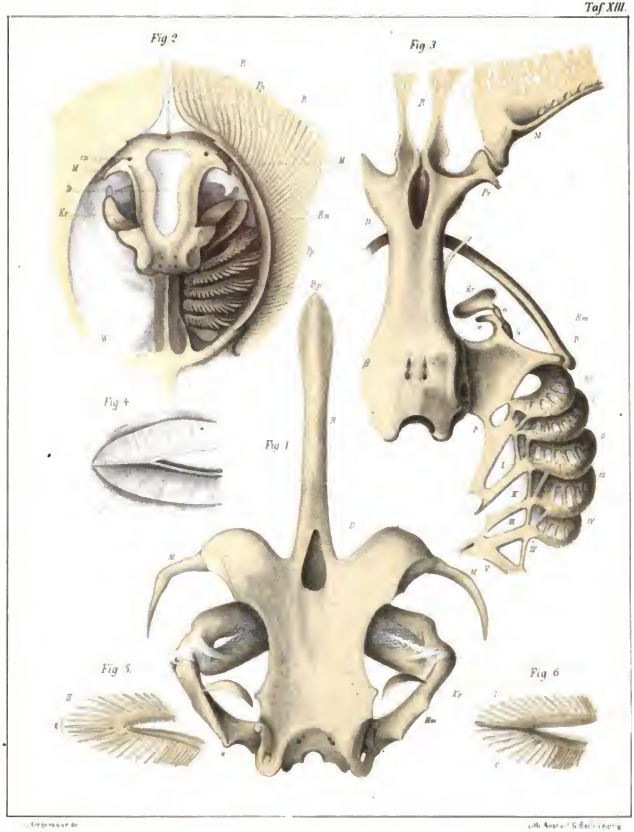
Digitized by Google



C. Gegenbaur del.

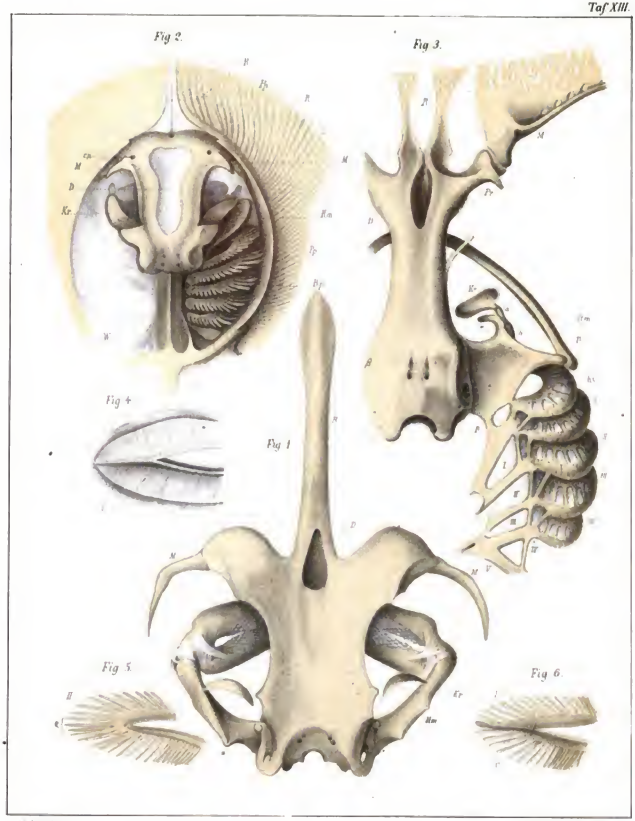
Digitized by Google

Digitized by Google



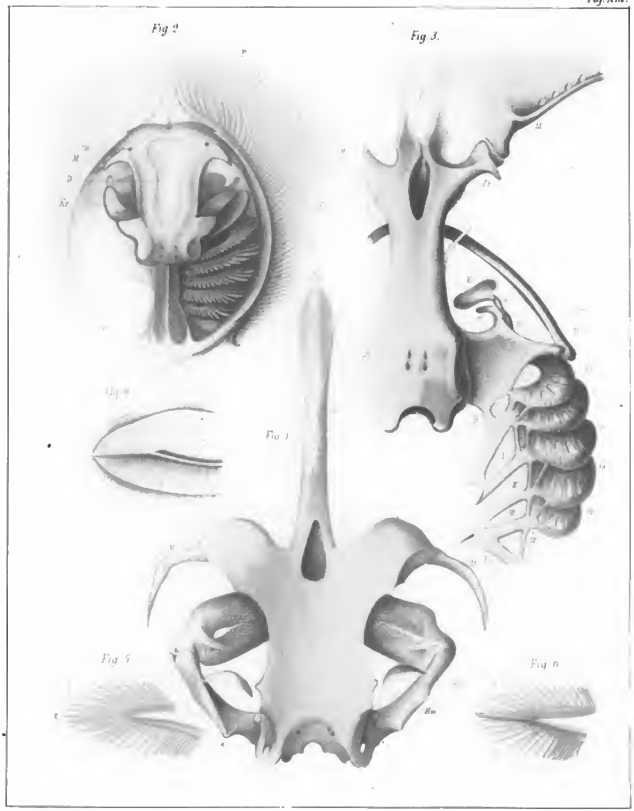
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig 2

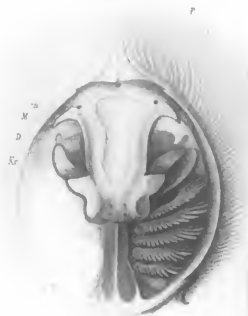


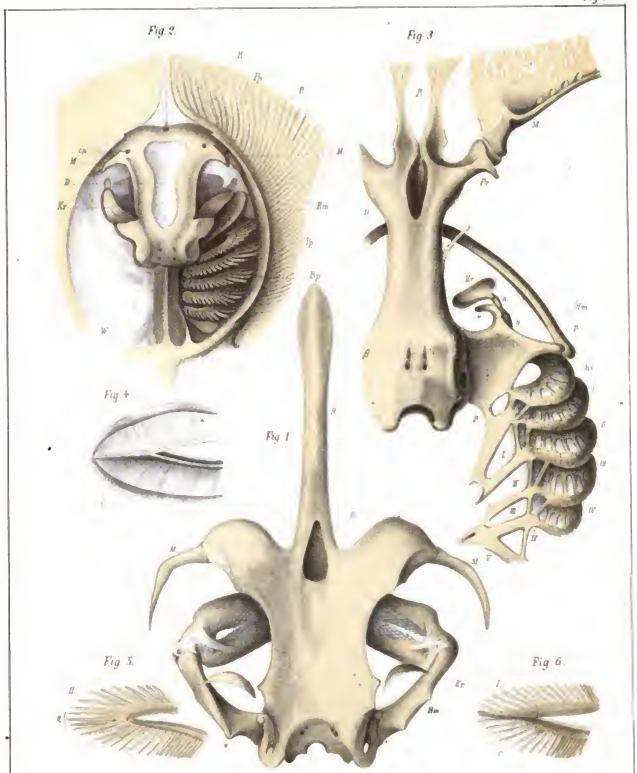
Fig 3.

Fig 5

Fig 6

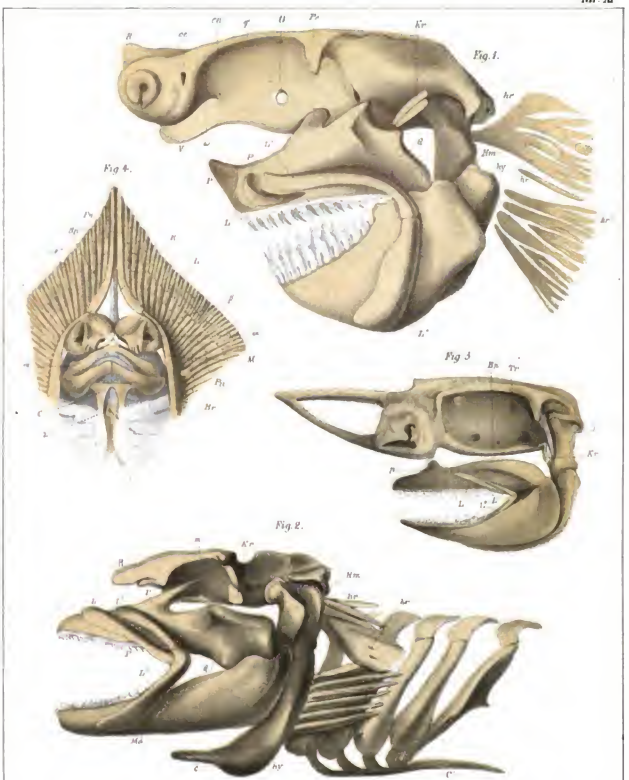
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

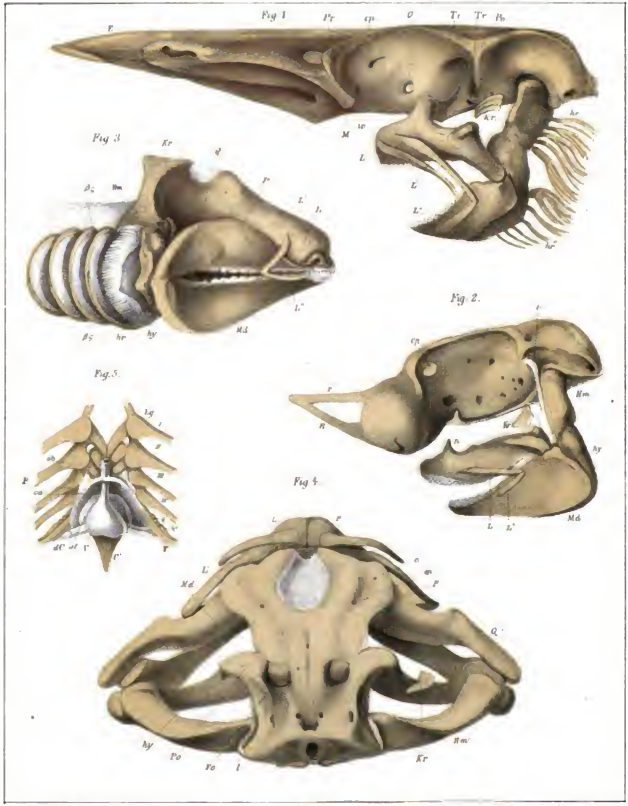
Digitized by Google



L. Gegenbaur del.

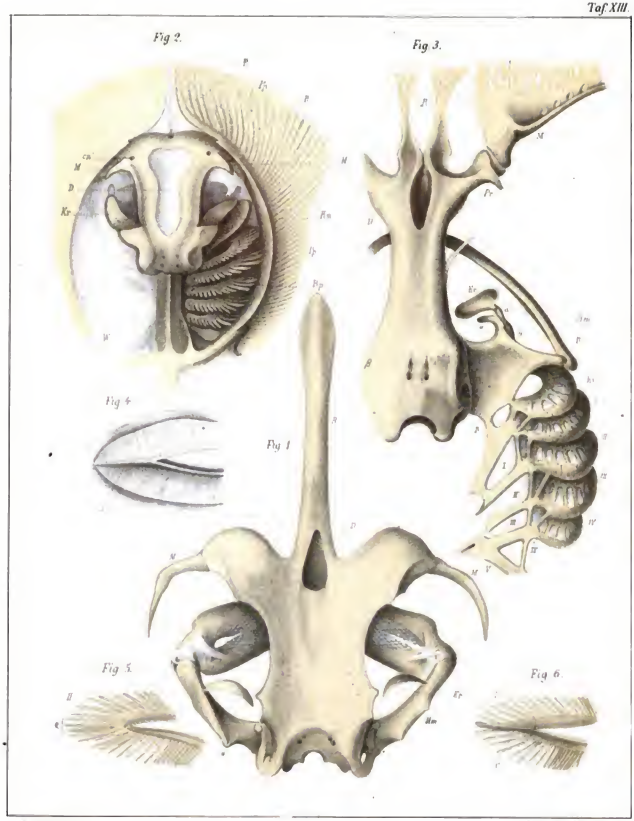
Digitized by Google

Digitized by Google



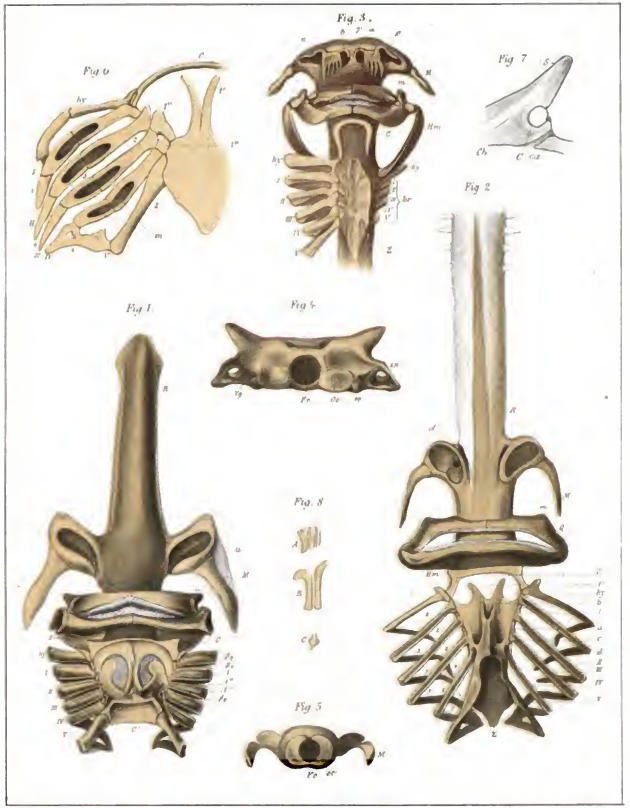
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

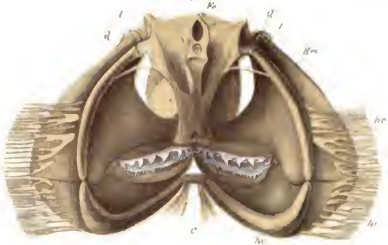


Fig. 3.

Fig. 2.

C. Gegenbaur del.

Digitized by Google

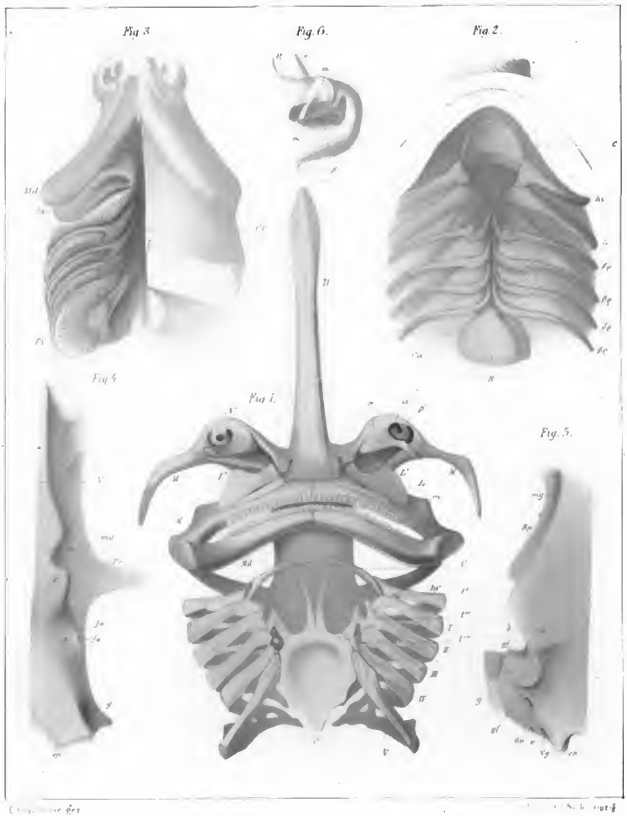
Digitized by Google

C. Degenbaur, fec.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

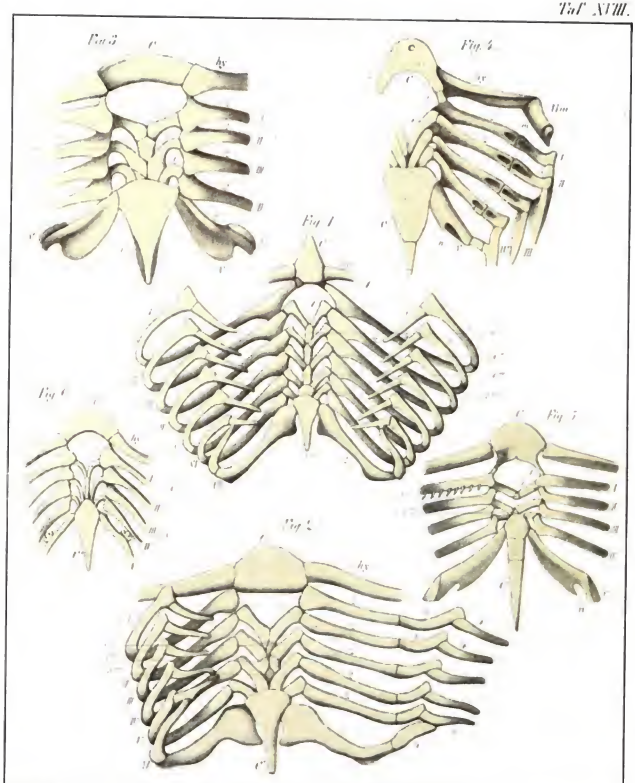


Fig. 3
Fig. 4
Fig. 1
Fig. 6
Fig. 5
Fig. 2

Digitized by Google

Fig. 1.

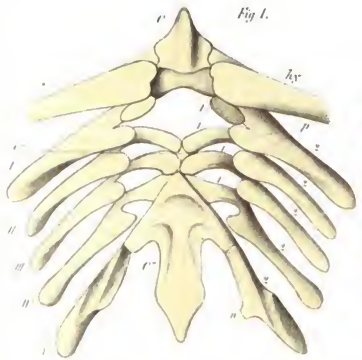


Fig. 2.

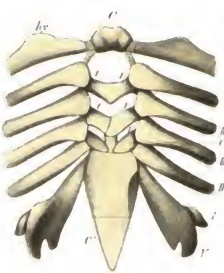
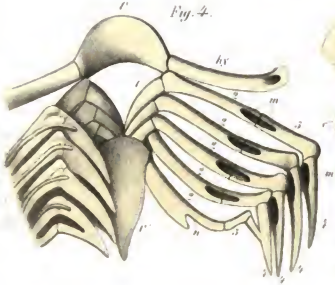


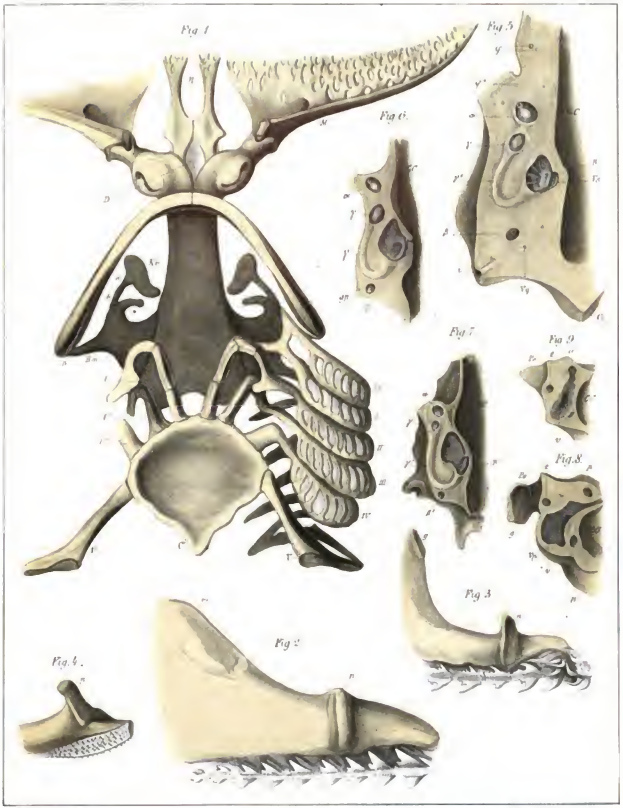
Fig. 3.

Fig. 4.



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig 4.

Fig. 1

Fig 2

Fig. 3

Fig. 8

Fig 6.

Fig 7

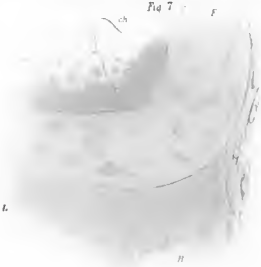


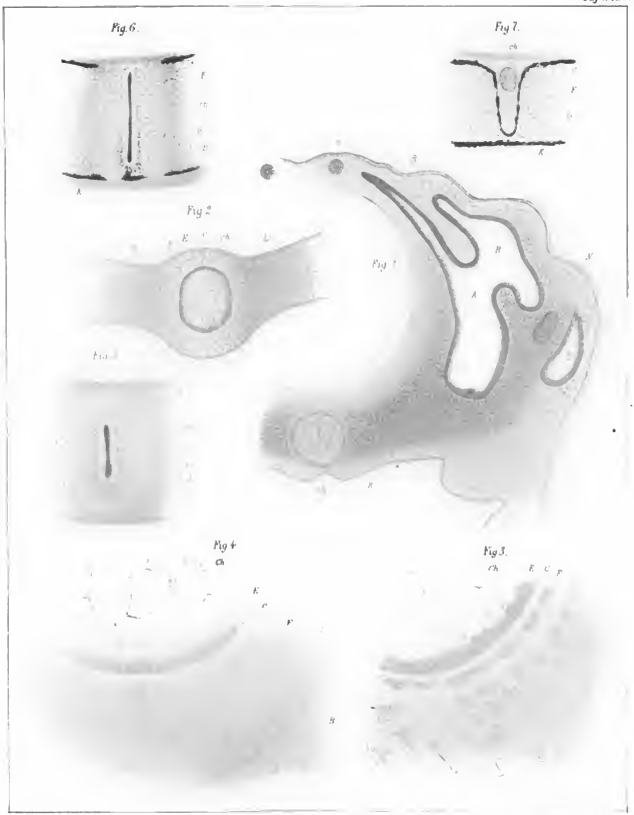
Fig 5

C. Copenhauer gez.

Lith. Anst. v. C. Koch Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

This book should be returned to the Library on or before the last date stamped below.

A fine is incurred by retaining it beyond the specified time.

Please return promptly.

Digitized by Google

Digitized by Google